Tome 60, nº 29. — Décembre 1953

Form und Entstehung des Zeichnungsmusters dunenjunger Flusseeschwalben *(Sterna hirundo)*

von

H. L. HOFFMANN

Basel.

Mit 16 Textabbildungen und 4 Tabellen.

EINLEITUNG.

Das Zeichnungsmuster der Tiere hat stets die Zoologen in besonderem Masse zu spekulativen Betrachtungen angeregt. Deshalb ist es wohl gut, den Standpunkt zu definieren, von dem aus diese Arbeit begonnen wurde. Er ist bestimmt von der Überzeugung, dass das Muster, wie jedes Organ, seine eigene, in gewissen Grenzen selbständige und unabhängige Entstehung, Form und Funktion habe.

Es ist nicht nötig, seine Funktionen alle aufzuzählen. In letzter Zeit wurde, mit fortschreitender Entwicklung der Tierpsychologie, besonders die Bedeutung als Auslöser arteigener Verhaltensweisen betont. Für manche Bildungen, die vorher als unwichtig für die Erhaltung der Art galten, ist eine klar definierbare Funktion entdeckt worden. Ein Auslöser darf aber, damit er spezifisch wirken kann, nicht zu leicht zu verwechseln sein (Lorenz 1945, Tinbergen 1951). Diese Forderung macht die grosse Mannigfaltigkeit der Zeichnungen verständlich. Jedoch genügt sie kaum, um die ganze, oft komplizierte Gestalt der Muster zu deuten. Andere Organe können, bis zu einem gewissen Grade, mit Maschinen verglichen werden, deren Struktur bis in alle Einzelheiten auf ihre spezifische Leistung abgestimmt ist. Drüsen können nur zur

Sekretion dienen, Muskeln zur Kontraktion, Linsenaugen zur Abbildung der Umgebung. Aus ihrem Bau kann auf ihre Funktion geschlossen werden. Der Bau der Zeichnungsmuster zeigt zwar, dass sie im Dienst einer optischen Funktion stehen. Ob sie aber etwa Auslöser von arteigenen Verhaltensweisen sind, oder gar welcher Art die Reaktionen sind, die von ihnen ausgelöst werden, geht aus ihrer Form nicht hervor, und erst recht nicht aus ihrer feineren Struktur. Auch geht ihre Gestalt in der Differenzierung wohl viel weiter, als es zur Unverwechselbarkeit von Nutzen ist. Weiter zeigen bei höheren Tieren die Muster andere morphologische Gesetzmässigkeiten als bei niedrigen (Portmann 1948). Diese und andere Erwägungen führen dazu, den Zeichnungen ausser den heute bekannten Funktionen noch einen „morphologischen Wert" beizumessen, über dessen Bedeutung noch kaum etwas ausgesagt werden kann.

In der folgenden Arbeit bleibt die Funktion des Musters unberücksichtigt. Zuerst soll seine Form beschrieben werden. Dann wird die Entstehung untersucht. Auch an ihr wird deutlich, dass die Zeichnung einem vollwertigen Organ gleicht. Sie ist nicht einfach das Nebenprodukt von Entwicklungsgängen, deren eigentlicher Sinn die Bildung anderer Organe ist. Besonders neuere Untersuchungen amerikanischer Zoologen über die Bildung der Federstrukturen (Lillie, Wang u. a.) und über die Rolle der Chromatophoren bei der Bildung der Zeichnung (Willier, Rawles u. a.) haben gezeigt, dass sehr komplizierte und selbständige, von den anderen Entwicklungsvorgängen im Tierkörper weitgehend unabhängige Mechanismen an der Musterbildung beteiligt sind. Es kann eine Wechselwirkung zwischen 2 verschiedenen Arten von Vorgängen beobachtet werden: Einmal solchen, die für den ganzen Organismus eine Bedeutung haben und deren Resultate deshalb nur bei Mitberücksichtigung der Ontogenese verstanden werden können, und dann wieder andern, die eine spezielle Bedeutung für das Muster haben und deren Ablauf deshalb nur vom Bau des fertigen Musters aus ganz verstanden werden kann. Es soll vor allem versucht werden, die Kenntnis dieser Wechselwirkung etwas zu fördern.

Die Untersuchungen wurden an einer Serie von 176 Embryonen durchgeführt, die alle Stadien vom 4. Bruttag bis zum Schlüpftag enthielt. Alle Eier stammten aus einer Brutkolonie in der Camargue

(Südfrankreich). Die Embryonen wurden zum Teil direkt in der Kolonie, zum Teil nach Entwicklung im Brutapparat fixiert.

Die Arbeit entstand unter der Leitung von Prof. Portmann, dem ich an dieser Stelle für seine Anregungen, seine Geduld und Verständnis danken möchte.

A. DIE FORM DES MUSTERS.

Vor der Betrachtung seiner Entstehungsweise soll das fertige Muster möglichst genau beschrieben werden.

I. Die Elemente des Musters und ihre Lokalisation.

a) *Die beiden Pigmente.*

Makroskopisch lassen sich 2 Pigmenttypen erkennen, die an der Bildung des Musters der dunenjungen Flusseeschwalbe beteiligt sind: 1. ein ganz dunkles, fast schwarzes Pigment, das hier Eumelanin genannt sei und 2. ein helles, gelbbräunliches, das mit Phaeomelanin bezichnet werden soll. Mit den Namen Eumelanin und Phaeomelanin soll gar nichts über die chemische Struktur oder über die Entstehungs- und Ablagerungsweise ausgesagt werden. Die Benennungen werden nur eingeführt, um Bezeichnungen für die beiden Melanine zu erhalten, die von blossem Auge und bei geringer Vergrösserung fast stets sehr deutlich voneinander unterschieden werden können und beinahe immer ohne Übergang scharf voneinander abgegrenzt sind.

b) *Die Lokalisation der Pigmente auf der Körperoberfläche.*

Beide Melanine sind fast nur in die Federn eingelagert, die Haut bleibt sehr pigmentarm.

Das Phaeomelanin ist ziemlich gleichmässig über die Dunen der dorsalen Partien ausgebreitet. An den Kopf- und Körperseiten hellt es sich ventralwärts immer mehr auf und fehlt schliesslich im mittleren Teil von Brust und Bauch vollständig.

Von diesem Gefälle machen eine Ausnahme:

1. Die Scheiteldunen, die viel heller sind als die Anlagen am Rücken, 2. Die Federn am Unterarm, die zum Teil beinahe so

dunkel sind wie die Rückendunen. Dunkle Färbung des Phaeomelanins kann aber entweder durch einen starken Federquerschnitt oder durch eine dichte Einlagerung von Pigment zustande kommen. So sind z. B. am Handrücken die dort dünneren Dunen wesentlich heller als die dicken im Gebiete der Handschwingen und ersten Decken. Den grössten Querschnitt haben die Dunen am Schwanz und Rücken, dann an Hand, Becken, Schenkel, Unterschwanzdecken und Unterarm. Am dünnsten sind die Federn hingegen an Kopf und Hals. Die Scheiteldunen, deren Helligkeit der Feststellung eines dorso-ventralen Gradienten zu widersprechen scheint, sind also besonders dünn, die dunklen Anlagen des Unterarms hingegen besonders dick. Es wird also wohl tatsächlich dorsal das Phaeomelanin am dichtesten eingelagert, gegen ventral hin allmählich immer dünner. Dafür spricht auch, dass z. B. die Dunen am Schenkel und die Unterschwanzdecken, obwohl sie einen starken Querschnitt haben, nur bleich gefärbt sind.



Abb. 1.

Das Phaeomelanin ist nicht, wie auf der Abb., gleichförmig dunkel, sondern es hellt sich ventralwärts auf und fehlt auf der Ventralseite vollständig.

Das Eumelanin hingegen überdeckt nicht grössere Flächen, sondern kommt nur in kleineren Flecken oder Streifen vor, die auf der Dorsalseite ziemlich dicht liegen, lateral spärlicher werden und ventral überhaupt fehlen. Diese Flecken bilden das eigentliche Zeichnungsmuster auf einem von Phaeomelanin getönten Hintergrund. Sie sind gleichmässig dicht schwarzbraun und scharf gegen den Hintergrund abgegrenzt (Abb. 1).

An der Kehle kommt noch ein anderer Pigmenttyp vor. Er ist grauschwarz, deutlich heller als die dorsalen Eumelaninflecken, über die ganze Kehle ausgebreitet und wird gegen ihren Rand zu allmählich heller. Auch die lateralen Partien von Brust und Bauch sind in dieser Weise gefärbt, allerdings etwas weniger dunkel.

c) *Die Lokalisation der Pigmente in den einzelnen Dunen.*

Eumelanin und Phaeomelanin sind in die einzelnen Federn, je nach ihrer Lage am Körper, verschieden verteilt. Es gibt haupt-

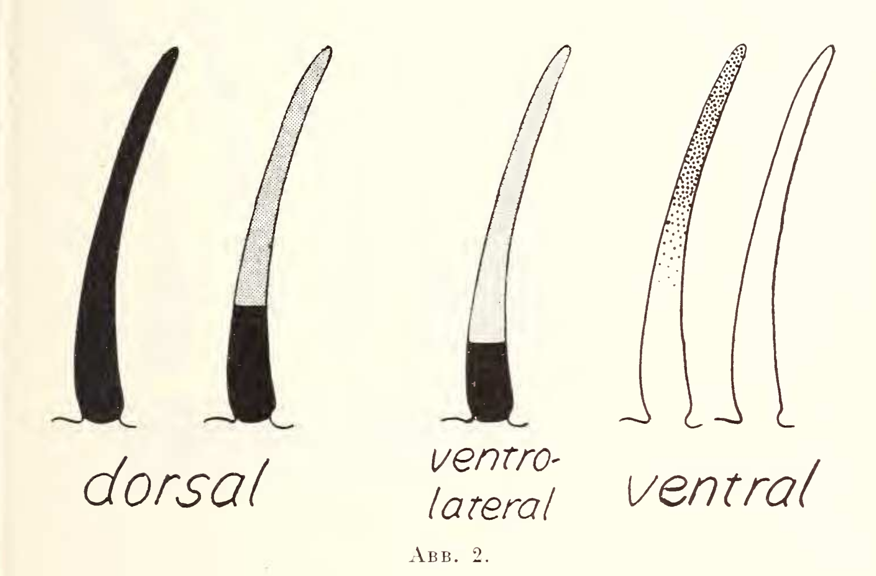


Abb. 2.

sächlich 4 Färbungstypen von Dunen, die durch ihre besondere Verteilung auf der Oberfläche des Vogels das Zeichnungsmuster aufbauen (Abb. 2).

1. Dorsal: *a*) In den dunkeln Flecken der Dorsalpartie und der Körperseiten sind die Dunen in ihrer ganzen Länge gleichmässig, fast schwarz, pigmentiert.

   b) in den hellen Feldern der Dorsalseite enthalten sie hingegen Phaeomelanin. Nur ihre Basis ist von Eumelanin geschwärzt.

2. Ventral: *a*) In der medianen Partie der Ventralseite kommen nur völlig pigmentfreie Anlagen vor.

b) An der Kehle haben alle Federn ein grauschwarzes Melanin eingelagert, das in ihren apicalen Teilen dichter liegt als in den basalen.

3. Lateral: Auf der Seite finden sich von dorsal nach ventral gleitende Übergänge von Typ 1. *b*) zu 2. *a*). Gegen ventral nimmt die Intensität des Phaeomelanins und die Länge der basalen Eumelaninpartie immer mehr ab. Schliesslich kommen

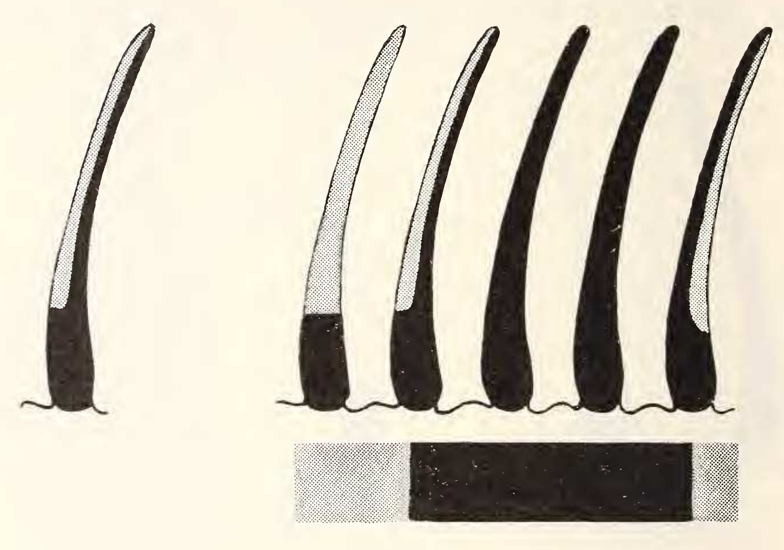


Abb. 3. Abb. 4.

dort auch Dunen vor, die ähnlich wie an der Kehle basal sehr pigmentarm sind und gegen apikal ein grau zeigen, das in der Dunkelheit zwischen Phaeo- und Eumelaninfarbe liegt.

Ausser diesen Typen kann man dorsal und lateral vereinzelt noch etwas abweichend gefärbte Dunen sehen (Abb. 3). Auf der einen Seite sind diese in ihrer ganzen Länge fast schwarz (Typ 1 *a*), auf der anderen sind sie braungelb mit schwarzer Basis (Typ 1 *b*). Untersucht man genauer, wo solche Dunan zu finden sind, dann zeigt sich, dass stets auf der schwarzen Seite als Nachbar eine schwarze Feder folgt, auf der braunen jedoch eine braune (Abb. 4).

Die einzelne Federanlage ist also nicht ein Element des Zeichnungsmusters wie etwa ein einfarbiges Mosaiksteinchen das Element eines

Mosaiks ist. Wollte man das Dunenkleid mit einen gemusterten Stoff vergleichen, dann hätte es kein gewobenes, sondern ein gedrucktes Muster. Wie beim Stoff die Fäden sind beim Gefieder die Dunen die Träger des Musters.

Beim gewobenen Stoff ist die Farbe eine primäre Eigenschaft der einzelnen Fäden und durch die besondere Art, in der diese zusammentreten, wird das Muster gebildet. Beim bedruckten Stoff hingegen ist die Anordnung der Stränge für das Muster ohne Bedeutung, es wird erst durch den Stempel geprägt, wenn das Gewebe bereits fertig ist. Die einzelnen Fäden werden, ohne irgendeine Beziehung zu ihrer Struktur, in Partien verschiedener Färbung geteilt. Ähnlich kann man sich die Zusammensetzung des Musters der dunenjungen Flusseeschwalben vorstellen.

Die Haut ist, gleichsam wie von einem Stempel, in Bezirke unterteilt, die dunkles, und in solche, die helles Pigment bilden. Ihre Lage steht in keiner Beziehung zur Anordnung der Dunen. Die Grenzen können zwischen zwei Dunen hindurch verlaufen, dann sind die benachbarten Anlagen auf der einen Seite ganz dunkel, auf der andern ganz hell. Sie können aber auch mitten durch eine Feder hindurchziehen, die dann in Längsteile verschiedener Färbung zerfällt (Abb. 4).

Der Vergleich mit dem bedruckten Stoff darf allerdings nur morphologisch für das fertige Muster vorbehaltlos angewandt werden, nicht für seine Entstehung. Die Zeichnung wird ja nicht wie durch einen Stempel von aussen auf das fertige Dunenkleid aufgeprägt, sondern sie entsteht gleichzeitig mit seinem Wachstum und wird durch völlig unbekannte Faktoren determiniert, die irgendwo im Embryo ihren Ursprung haben müssen, im gleichen Organismus also, aus dem auch die ebenfalls unbekannten Faktoren stammen, die die Anordnung der Dunen bestimmen.

II. Die Form des Musters und ihre individuelle Variabilität.

Die dunkeln Flecken auf dem phaeomelaningetönten Hintergrund bilden das eigentliche Zeichnungsmuster. Sie sind am Rücken besonders deutlich, gegen ventral werden sie weniger scharf gezeichnet. Die folgenden Untersuchungen beziehen sich deshalb nur auf die Dorsalseite. Die Variationen und Abstufungen der Phaeomelanintönung werden in ihnen nicht berücksichtigt.

Schon beim ersten Anblick fällt die starke individuelle Variabilität des Zeichnungsmusters dunenjunger Flusseeschwalben auf. Sie ist so gross, dass man zunächst an der Existenz eines Artmusters von differenzierter Gestalt zweifeln möchte, von dem sich alle individuellen Varianten ableiten lassen. Man zweifelt daran, andere gemeinsame Züge als etwa Fleckung und Streifung erkennen zu können und gelangt damit nicht über die unbestimmten Ausdrücke hinaus, die in den Handbüchern bei der Beschreibung der Dunenjungen angewandt werden.

Um weiter zu kommen, mussten die individuellen Zeichnungsmuster einer grösseren Anzahl von Exemplaren möglichst genau und unter sich vergleichbar aufgezeichnet werden. Hiezu wurde der Umriss eines Flusseeschwalbenembryos, der sich zwei Tage vor dem Schlüpfen befand, in ausgestreckter Dorsalansicht abgebildet (Abb. 5).

In diese Figur wurde die dorsale Medianlinie des Vogels eingetragen, die bei den Embryonen ziemlich leicht zu verfolgen ist, weil sie die Symmetrieachse der Federfluren ist. Links und rechts von ihr wurden je durch die vierte und achte Federanlage jeder Querreihe weitere Längslinien über den ganzen Körper gezogen. Auf der Medianen wurden dann einige markante, bei allen Individuen ziemlich gut bestimmbare Punkte eingetragen:

1. Der Federansatz am Oberschnabel,
2. Die am längsten nackt bleibende Stelle am Hinterkopf bei der Vereinigung von Scheitel- und vordereme Rückenzentrum (= früherer Scheitelfleck).
3. Die hinterste Federanlage des vorderen, unpaaren Teiles des vorderen Rückenzentrums, bei dessen Spaltungsstelle.
4. Die cranialste Federanlage des hinteren Rückenzentrums.
5. Die caudalste Anlage des hinteren Rückenzentrums.

Von jedem dieser Punkte aus wurde dann weiter auf der Medianen jede siebente Federanlage nach caudal markiert. Von allen so gewonnenen Stellen auf der Medianen wurde nach beiden Seiten die zugehörige Querfederreihe bis an den Rand des Umrisses verfolgt. Überall, wo beim Ziehen einer Hilfslinie die Federanlagen oder Anlagenreihen nicht mehr sicher abgezählt werden konnten, wurde der Strich bis zum nächsten sicheren Punkt gezogen oder in der gleichen Richtung weitergeführt. (Bei Grenzen von zwei Zentren z.B. ist die Anordnung gestört.)

So ergab sich ein genereller Umriss, gegliedert durch eine Art von Koordinatensystem, in das bei verschiedenen Individuen die

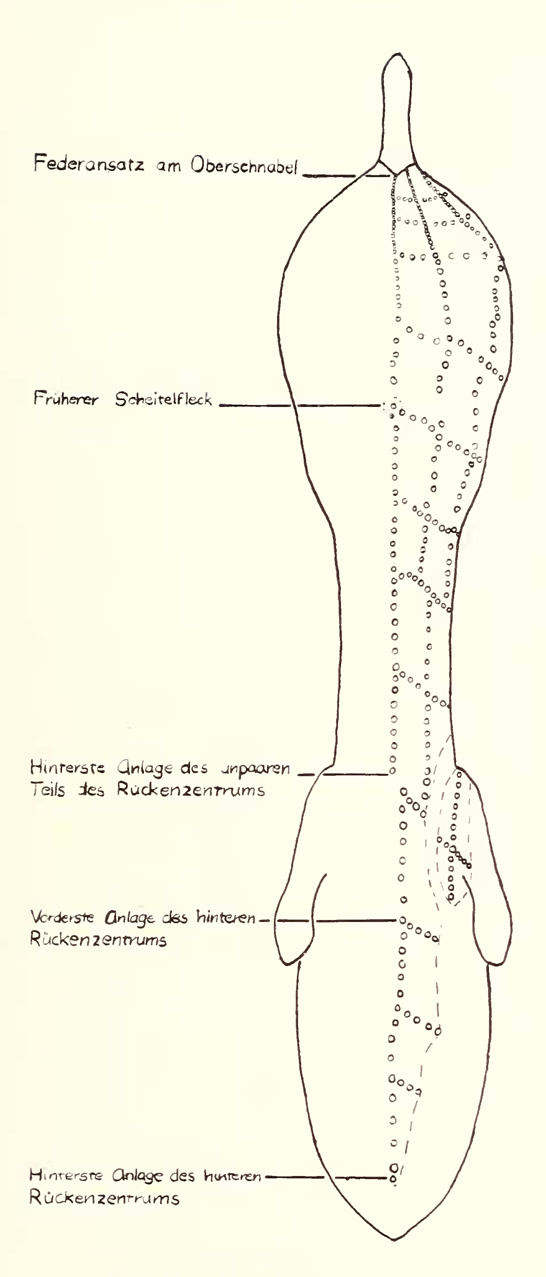

Federansatz am Oberschnabel
Früherer Scheitelfleck
Hinterste Anlage des unpaaren Teils des Rückenzentrums
Vorderste Anlage des hinteren Rückenzentrums
Hinterste Anlage des hinteren Rückenzentrums

Abb. 5.

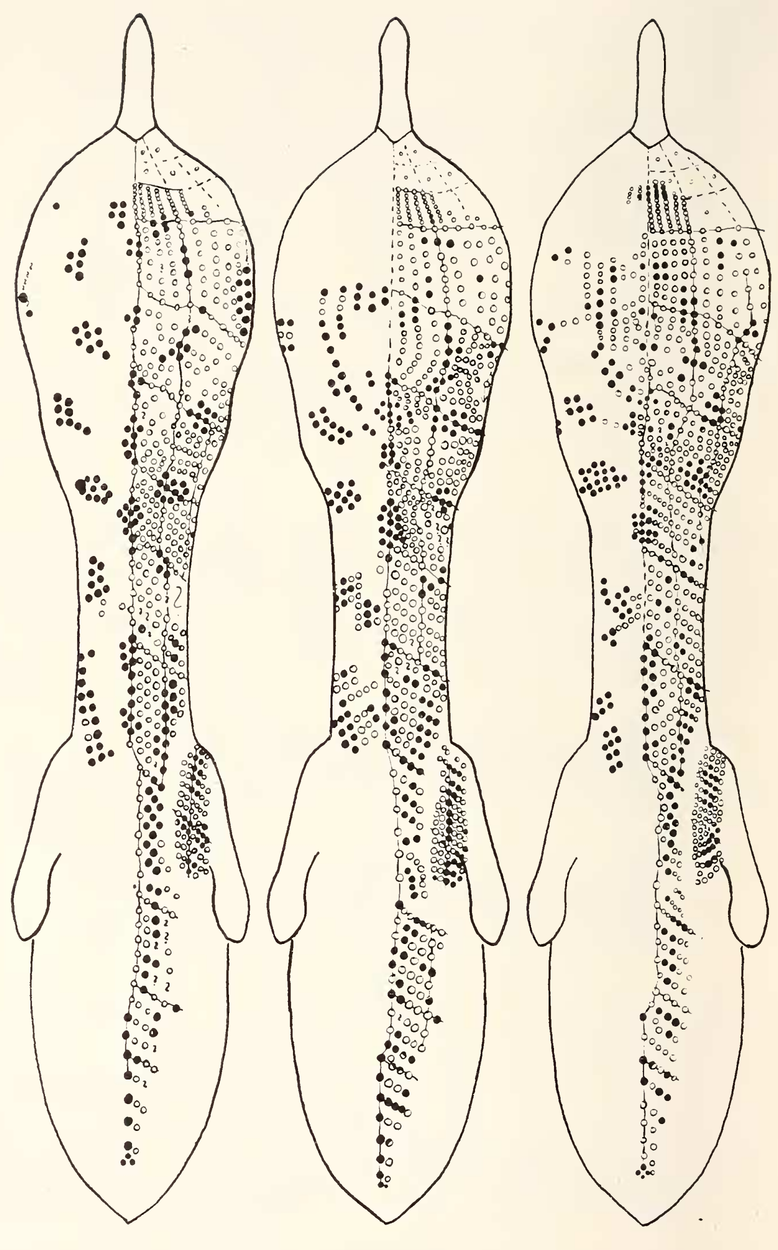


Abb. 6.

entsprechenden Federanlagen ungefähr an die gleiche Stelle eingetragen werden können. In solche Schablonen wurden nun die Muster der einzelnen Embryonen eingetragen, indem jeweils für eine dunkle Dune (Typ 1 *a*) ein ●, für eine helle (Typ 1 *b*) ein ○ aufgezeichnet wurde.

Abbildung 6 zeigt einige, auf diese Art wiedergegebene Zeichnungsmuster, die nun alle vergleichbare Proportionen haben. Dadurch, dass jede einzelne Federanlage abgebildet ist, wird aber das Bild etwas unübersichtlich. Als nächster Schritt wurden deshalb die Zeichnungen durchgepaust, dabei aber an Stelle der einzelnen Dunen jeweils die ganzen, mit schwarzen Federn besetzten Hautpartien schwarz eingetragen, die andern weiss gelassen (Abb. 7).

Die neuen Bilder sind nun viel übersichtlicher. Will man sie vergleichen, dann fällt wieder zunächst die grosse Variabilität auf. Bei näheren Zusehen scheinen sich zwar gemeinsame Flecken und Fleckensysteme zu zeigen. Jedoch gerät man in Schwierigkeiten, wenn man sie bei ganzen Serien identifizieren will. Es wurde deshalb ein Hilfsmittel angewandt, um zu prüfen, ob einzelne Fleckengruppen oder ein ganzes Musterbild in einer grösseren Serie von Embryonen zu verfolgen sind: Die letzten Zeichnungen wurden auf durchsichtiges Papier gepaust und die schwarzen Partien ausgeschnitten. Es entstanden Scherenschnitte, bei denen die dunkeln Flecke die Fenster sind. Diese Scherenschnitte wurden nun so übereinandergelegt, dass sich die Körperumrisse der Schablonen deckten. Dann wurde das ganze Bündel auf ein photographisches Papier gelegt und belichtet. Die Partien, die bei allen Individuen schwarze Federn tragen, wurden geschwärzt, die, welche bei den meisten hell sind, blieben auch im Abzug hell. Die dazwischen liegenden Bezirke zeigten einen gleitenden Übergang von dunkel zu hell, je nachdem sie bei vielen oder nur bei wenigen Individuen Eumelanin enthielten.

Abbildung 8 zeigt zuerst das Resultat zweier verschiedener Sechsergruppen, Abbildung 9 dasjenige einer Zwölfergruppe. Je mehr Individuen zugrundegelegt werden, desto deutlicher tritt ein bestimmtes, ziemlich einfaches Muster hervor.

Auf Abbildung 10 ist dieses aus den Abzügen herausgezeichnet. Für diese Zeichnung wurde aus Abbildung 9 alles schwarz übertragen, was bei mindestens der Hälfte der Individuen dunkel war. Dann wurden die Flecken etwas vergrössert.



Abb. 7.



Abb. 8.



Abb. 9 und 10.

Es ist zu beachten, dass dieser Konstruktion nur zwölf Embryonen zugrunde liegen. Um ihre Richtigkeit zu sichern, müssen noch weitere Exemplare untersucht werden.

Was ist nun die Bedeutung dieses Superpositionsmusters ?

Ist es etwa ein Durchschnittsmuster, ein Mittelwert, der in grossen Populationen am wahrscheinlichsten von allen Zeichnungen entsteht ? Oder ist es ein zentrales Grundmuster, das alle wesentlichen Züge enthält und von dem sich alle andern als Variationen ableiten lassen ?

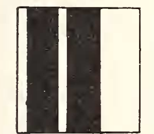
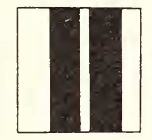
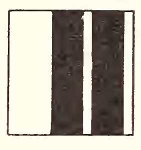
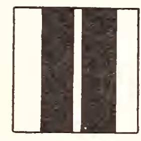
    

Abb. 11.

Oder kann es vielleicht sogar als phylogenetisches „Urmuster“, als Vorläufer aller individuellen Muster interpretiert werden ? Eine kleine Überlegung soll auf einfache Weise zeigen, dass alle diese Vermutungen falsch sind: Man kann sich ein sehr einfaches Muster vorstellen, das im wesentlichen aus zwei Längsstreifen auf einem rechteckigen Felde besteht.

Die Lage der Streifen variiert beliebig, sie bleiben nur stets parallel zur Längsachse des Rechtecks. Abbildung 11 zeigt einige Varianten dieses Musters. Behandelt man sie, zusammen mit vielen weiteren Varianten, nach der hier benützten Methode, dann erhält man einen einzigen, zentralen Längsstreifen als Muster (Abb. 12). Wenn nämlich die Lage der Längsstreifen wirklich beliebig variiert, dann besteht für einzelnen Punkt im Rechteck desto mehr Wahrscheinlichkeit, in einen schwarzen Streifen zu geraten, je näher er der Medianebene liegt. Und doch kann kaum angezweifelt werden, dass die Zweistreifigkeit eine der wesentlichsten Eigenschaften der Ausgangsmuster ist und eine der wenigen, die bei allen Varianten vorhanden ist. Ein „zentrales Grundmuster“ oder ein „wahrscheinlichstes Mittelwertsmuster“ müsste sicher zweistreifig sein.

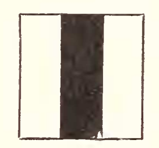


Abb. 12.

Die Superpositionsmethode kann also zu einer Zeichnung führen, in der wesentliche gemeinsame Eigenschaften fehlen, die allen Einzelmustern zukommen. Dafür kann sie zu anderen Merkmalen führen, die in keiner der einzelnen Varianten zu erkennen sind. Dies kann auch direkt am Beispiel der Flusseeschwalbe gezeigt

werden. Das Superpositionsmuster hat auf der rechten Hälfte der Dorsalseite 23 Flecken. Bei allen Einzelzeichnungen aber, die als Unterlage dienten, variiert die Fleckenzahl zwischen 32 und 49. Auch das am schwächsten gegliederte Einzelmuster ist also bedeutend fleckenreicher als die Zeichnung, die auf Grund der Analyse entstand.

Nach diesen Vorbehalten verbleibt dem Superpositionsmuster folgende Bedeutung:

1. Es liefert den Nachweis, dass die einzelnen Dunen, je nach der Lage, die sie am Körper einnehmen, mit significant verschiedener Wahrscheinlichkeit Eumelanin einlagern.

Das heisst, dass das Muster nicht beliebig variabel ist, sondern dass die Variation gewissen Gesetzmässigkeiten folgt, die allerdings nicht für jedes einzelne Individuum zu gelten brauchen, sondern nur an grösseren Gruppen eindeutig festgestellt werden können.

2. Durch die Superpositionsmethode wird ein spezifisches Abbild dieser Gesetzmässigkeiten gegeben. Es sagt zwar nichts aus über ihre Art, aber es gibt die Möglichkeit zu einem objektiven Vergleich mit Gesetzmässigkeiten, die andere Muster beherrschen.

3. Wenn auch seine Form nicht als ein „zentrales Grundmuster" bezeichnet werden darf, so zeigt doch das Superpositionsmuster eine sichere Beziehung und nahe Verwandtschaft zur Gestalt der Mehrzahl der Einzelmuster.

4. Es weist auch die Symmetrie der ganzen Zeichnung zur dorsalen Medianlinie nach. An den einzelnen Individuen konnte eine solche Symmetrie zwar annähernd, aber nicht mit Sicherheit erkannt werden.

In dieser Arbeit wurde die Superpositionsmethode entwickelt, um festzustellen, ob die Variabilität des Dunenkleidmusters beliebig oder durch Gesetzmässigkeiten gerichtet ist. Sie führte zum Nachweis solcher Gesetzmässigkeiten. Daneben eröffnet sie aber auch die Möglichkeit, Dunenkleidmuster verschiedener Arten und Gattungen in Bezug auf gewisse Gesetzmässigkeiten zu vergleichen. Dadurch kann sie vielleicht für systematische Untersuchungen nützlich sein.

B. ENTSTEHUNG DES MUSTERS.

Das Zeichnungsmuster ist zur Hauptsache das Resultat von 3 Entwicklungsvorgängen, nämlich der Entstehung der Federanlagen und zweier sukzessiver Pigmentschübe:

1. Etwa am 9. Bruttag werden die ersten Federanlagen an Schwanz und Rücken sichtbar. Am 14. Bruttag sind alle Fluren beinahe in ihrer definitiven Ausdehnung besetzt. Es entstehen zwar auch noch später neue Dunen der 1. Folge, aber wohl nicht mehr sehr viele (Gerber 1939).

2. Bereits am 12. Tag wird im Schwanzzentrum das erste Pigment in die Spitze der ca. 1 mm langen Federanlagen eingelagert. Am 15.—16. enthalten alle Dunen der dunklen Flecke des Zeichnungsmusters Eumelanin.

3. Nach 15½ Embryonaltagen wird in den ersten der bisher hell gebliebenen Dunen im Nackengebiet schwarzes Pigment gebildet. Dieser Umschlag breitet sich über den Körper aus und vom 18. Bruttag an schliesslich wird in allen Dunen ausser den medianventralen Eumelanin sichtbar. Zu Beginn der Wendung sind aber die Dunen schon ziemlich lang und ihre Spitzenteile verhornt. Deshalb wird nur die Basis der braunen Federn geschwärzt.

Abweichend von diesem Geschehen verläuft die Pigmenteinlagerung an der Kehle.

In der Einleitung wurde die Ansicht ausgesprochen, dass das Zeichnungsmuster ein eigentliches Organ des Tieres sei, das auch seine eigene, in gewissen Grenzen unabhängige Entstehung habe. Um etwas Näheres über diese Selbständigkeit zu erfahren, wurde geprüft, wie weit die Pigmenteinlagerung von der Entwicklung der Federanlagen, also der Träger des Musters, abhängig ist und wie weit sie eigenen Gesetzmässigkeiten folgt, die sich in Wachstum und Differenzierung der Federanlagen nicht ausdrücken.

Zu diesem Zweck wurde zunächst an ganzen Embryonen mit der Lupe die Ausbreitung der ersten Pigmenteinlagerung und des zweiten Pigmentschubs untersucht. Sodann wurde dieser Verlauf histologisch verfolgt und schliesslich wurde die Länge der

Federanlagen und ihr Wachstum in Beziehung zu den Pigmentierungsvorgängen gemessen.

I. Allgemeiner Verlauf der Pigmentbildung.

a) *Die Einlagerung von Pigment in die Spitzen der Federanlagen.*

Zwischen dem 12. und 13. Bruttag wird das erste Pigment an den Spitzen einiger Federanlagen des Schwanz- und des hinteren Rückenzentrums sichtbar.

Am folgenden Tage schon kann man Eumelanin auch hintereinander im vorderen Rückenzentrum, im Schulterzentrum, im Beckenzentrum und am Ellbogen feststellen. Gleichzeitig tritt ausserhalb von dieser „Rückenzone“ ein zweiter, paariger Ausbreitungsherd am Scheitel auf. In den beiden nächsten Tagen breiten sich beide Herde aus, vereinigen sich zuletzt in der Gegend des Scheitelflecks und es sind nun alle späteren Flecken des Zeichnungsmusters pigmentiert.

Die Ausbreitung dieses Spitzenpigments verläuft ganz ähnlich wie 2 Tage früher die Ausbreitung der Federanlagen verlief. Auch diese begann am caudalen Körperende. Auch bei ihr entstand später ein zweites, paariges Ausbreitungszentrum am Scheitel und der Vorgang schloss mit der Verschmelzung beider Zentren beim Scheitelfleck. Der einzige deutliche Unterschied zwischen den beiden Vorgängen besteht darin, dass die ersten Federanlagen von Vorderrücken- und Beckenzentrum schon ganz zu Beginn, gleichzeitig mit denjenigen von Schwanz- und Hinterrückenzentrum auftreten, während sie ihr Pigment erst bedeutend später erhalten, vor allem im Beckenzentrum.

Die Ausbreitung des Phaeomelanins folgt ziemlich genau derjenigen des Spitzenpigments, mit kaum einem halben Tag Rückstand. Da das Phaeomelanin, solange es noch sehr hell ist, kaum erkannt werden kann, ist dieser Rückstand vielleicht eine Täuschung.

b) *Der zweite Pigmentschub am 15.—18. Bruttag.*

Nach 15½ Embryonaltagen beginnt der Umschlag in der Pigmentierung, der dazu führt, dass nun in alle Anlagen ausser in der Mitte der Ventralseite Eumelanin eingelagert wird.

Dieser Schub setzt nicht am ganzen Vogel zugleich ein, sondern er beginnt an gewissen Zentren und breitet sich von dort

aus. Das erste Zentrum befindet sich aber nicht, wie für die Federanlagenbildung und das Ausscheiden des Spitzenpigments, am caudalen Körperende, sondern im Gebiete des Nackens, im vorderen Abschnitt des vorderen Rückenzentrums.

Dort geschieht der Umschlag etwa 15½—16 Tage nach Brutbeginn. Schon etwa einen halben Tag später beginnen auch die ersten braunen Dunen im Scheitelzentrum, im hinteren Rückenzentrum, im Becken- und Schulterzentrum an ihrer Basis Eumelanin einzulagern. Im Laufe des folgenden Tages verschmelzen dann allmählich diese Inseln und auf der ganzen Dorsalseite erhalten nun alle Dunen an ihrer Basis Eumelanin. Nur an den lateralen Partien (an den Grenzen gegen das ventrale Weiss) und an den Extremitäten dauert es noch etwas länger, bis sich der Umschlag überall vollzogen hat.

Auch beim zweiten Pigmentschub gehen also wie beim ersten die Zentren der medianen Rückenlinie den lateralen voran. Nur beginnt der erste Schub in den hinteren medianen Zentren, während der zweite Schub in weiter vorne gelegenen beginnt, die unterdessen einen Teil ihres Wachstumsrückstandes aufgeholt haben.

II. Histologische Untersuchungen.

An Längsschnitten durch Federanlagen einer Serie von Embryonen sich folgender Stadien wurde die Pigmentbildung im vorderen Rückenzentrum, an der Kehle und an der Brust verfolgt. Die Serie beginnt mit Embryonen die kurz vor der ersten Pigmentbildung stehen und endet mit solchen, die fast völlig verhornte Dunan tragen. Besonders zahlreich wurden Federkeime mit eben beginnender Melanineinlagerung geschnitten, am Rücken auch die Anlagen, bei denen der zweite Pigmentschub eben sichtbar wird.

Die Pigmentbildung und -Einlagerung nimmt in den 3 untersuchten Regionen zunächst denselben Verlauf:

Wachstum und Differenzierung der Dunenanlagen spielen sich so ab, wie sie Watterson (1942) von Hühnchen schildert. Die Melanoblasten konnten in frühen Stadien nicht erkannt werden. Erst unmittelbar vor Beginn der Pigmenteinlagerung zeichnen sich einige Zellen durch grosse, runde Kerne mit 1—2 grossen Nukleolen aus. Die Kerne sind von einem kleinen Hofe umgeben, der sich mit Haemalaun schwächer anfärbt als das umgebende

Plasma und in dem vorderhand noch keine Struktur sichtbar ist. Er vergrössert sich rasch und wird granulös. Auch zeigen sich in ihm meist bald einzelne braune Stäbchen. Diese Zellen sind also die Melanophoren. Ihre eben beschriebene Umwandlung geschieht meist in den mittleren Schichten der Epidermis, aber nun setzen sie sich in ihrer basalsten Zellage fest. Von ihr aus senden sie das Pigment in alle Teile der Epidermis bis unter die Federscheide.

Unmittelbar vor Beginn ihrer Tätigkeit teilen sich die Melanoblasten sehr lebhaft. Allerdings sind sie dann in den Präparaten noch nicht sicher anzusprechen, auch ist es möglich, dass einige der Mitosefiguren, die Melanoblasten zugeschrieben wurden, eigentlich von anderen Zellen stammen. Aber auch nach Beginn der Pigmentausscheidung sind anfangs noch viele Chromatophoren in Mitose zu sehen.

Soweit geht die Pigmenteinlagerung in allen untersuchten Anlagen gleich vor sich. Die nun folgende Beschreibung gilt für den Vorderrücken. Sie ist typisch für alle dorsalen Partien und die Extremitäten. Die Sonderverhältnisse an Kehle und Brust werden in Abschnitt V dieses Teiles geschildert.

Etwa am 13½—14. Bruttag sind hier die Melanoblasten zu erkennen. Aber gleich schon wird ein Unterschied zwischen den Anlagen der dunklen Musterflecken und denjenigen der hellen Partien des Rückens deutlich.

1. *Anlagen der dunklen Flecken.*

Sobald die ersten Pigmentzellen kenntlich werden, werden auch schon die ersten Melaninstäbchen in den Höfen und zwischen den umgebenden Zellen sichtbar. Wahrscheinlich sind sie alle in Ausläufern der Melanophoren, doch liess sich das nicht mit Sicherheit feststellen. Die Stäbchen werden rasch zahlreicher und sind bald, wohl stets noch in Ausläufern, in allen Schichten der Epidermis bis unter der äusseren Scheide zu sehen. Sie sind ziemlich schmal, etwa 2 μ lang und dunkelbraun. Vom ersten Auftreten an haben sie ihre typische Form, Grösse und Farbe.

2. *Anlagen der hellen Partien.*

Gleichzeitig wie in den dunklen Flecken werden auch hier die Melanoblasten sichtbar, bilden ihre Höfe, verlagern sich in die basalen Zellschichten und erhalten ihre Granula. Auch werden sie

etwa gleich zahlreich wie in den eumelaningefärbten Federn. Aber die ersten Pigmentkörner erscheinen erst etwa ½ Tag später. Auch werden sie meist nicht zuerst nur in den Höfen, sondern schon gleichzeitig in den äussern Epidermislagen, weitab von den Kernen sichtbar. Es ist nicht zu erkennen, ob sie sich dort in Ausläufern der Chromatophoren befinden. Die Körnchen sind dünner, kürzer und heller gefärbt als die Eumelaninstäbchen. Sie treten in den Höfen nur sehr spärlich auf und werden auch in ihrer Umgebung nicht zahlreich. Einzig in den äussersten Zellagen unter der Epidermis werden sie in grösseren Mengen angehäuft.

In dieser Art verläuft die Einlagerung bis etwa zum 16. Bruttag. Dann tritt der zweite Pigmentschub ein. Von einem bestimmten Niveau der Federanlage an treten in den Höfen aller Melanophoren und überall im umgebenden Gewebe plötzlich zahlreiche, typische Eumelaninstäbchen auf und keine Phaeomelaninkörnchen mehr. Von dieser Stelle an verhält sich also der ganze Federkeim genau so wie in den Musterflecken. Die Grenze ist sehr scharf zwischen 2 Pigmenzellen gelegt. Alle distalen Melanophoren, die bereits mit der Pigmentbildung begonnen hatten, bilden weiter Phaeomelaninstäbchen, der Eumelaninschub erfasst nur die Pigmentzellen, die noch vor Beginn der Pigmentbildung standen.

Die für die Folgenden Ausführungen wichtigsten histologischen Befunde sollen noch einmal zusammengefasst werden:

1. Die Melanoblasten konnten erst bei Beginn der Pigmentbildung erkannt werden. Sie machen zu dieser Zeit eine charakteristische Verwandlung durch.

2. An der Epidermis, in der sie sich befinden, konnten weder bei Beginn der Melanineinlagerung, noch beim zweiten Pigmentschub Veränderungen festgestellt werden. Sie durchläuft in pigmentierten und unpigmentierten Anlagen die gleiche sichtbare Differenzierung.

3. Das Melanin wird in Form von Stäbchen in alle Teile der Epidermis der pigmentierten Federanlagen eingelagert. Nur die äussere Federscheide bleibt frei.

4. Phaeomelanin- und Eumelaninstäbchen zeigen Unterschiede in Grösse, Form und Dunkelheit. Zudem sind sie etwas verschieden im Gewebe verteilt.

5. Eine Pigmentzelle bildet wohl, von Anfang bis Ende ihrer Tätigkeit nur Stäbchen von einem Typus.

6. An der Kehle und an der Ventralseite kommen Sonderverhältnisse vor, die in Abschnitt V dieses Teiles geschildert werden.

III. Länge und Wachstum der Federanlagen in den kritischen Zeiten der Pigmentbildung.

Die entscheidenden Geschehnisse für die Musterbildung sind der Beginn des ersten und des zweiten Pigmentschubs und die darauffolgenden Perioden der Melanineinlagerung. Es müssen die Federanlagen von Stadien dieser Zeiten genauer untersucht werden, wenn man etwas darüber erfahren will, wie die Bildung von Pigment ausgelöst wird und damit das Muster zustande kommt. Die histologischen Untersuchungen gaben bisher darüber noch keinen Aufschluss. Es soll deshalb untersucht werden, ob der äussere Differenzierungszustand einer Federanlage oder ihr Wachstumsverlauf irgend eine Beziehung zum Beginn des ersten und zweiten Pigmentschubs zeigen. Als Mass der äusseren Differenzierung der Federanlage wurde ihre Länge gewählt.

Beziehungen zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Pigmenteinlagerung wurden bei Hühnern wiederholt nachgewiesen (Juhn 1937 u. a.). In den untersuchten Fällen wurde stets bei rascherem Wachstum mehr Pigment eingelagert als bei langsamem.

a) *Absolute Länge.*

Die Ausbreitung des ersten Pigmentes verläuft ähnlich der etwa drei Tage früher erfolgten Ausbreitung der Federanlagen. Die Vermutung liegt deshalb nahe, dass die Federanlagen an den Orten der Musterflecken mit der Pigmenteinlagerung beginnen, sobald sie eine bestimmte Länge erreicht haben. Auch der spätere Pigmentierungsumschlag könnte bei einem bestimmten äusseren Differenzierungsgrad der Federanlagen eintreten, wenn nämlich in der Zwischenzeit die Dunen im Kopf und Nackengebiet rascher wachsen als weiter caudal.

Um diese Vermutung zu prüfen, wurde die Länge der Federanlagen im Moment der ersten Pigmenteinlagerung und im Moment des zweiten Pigmentschubs bei 20 Embryonen in 24 verschiedenen Federreihen aus fast allen Fluren gemessen. Die Resultate dieser

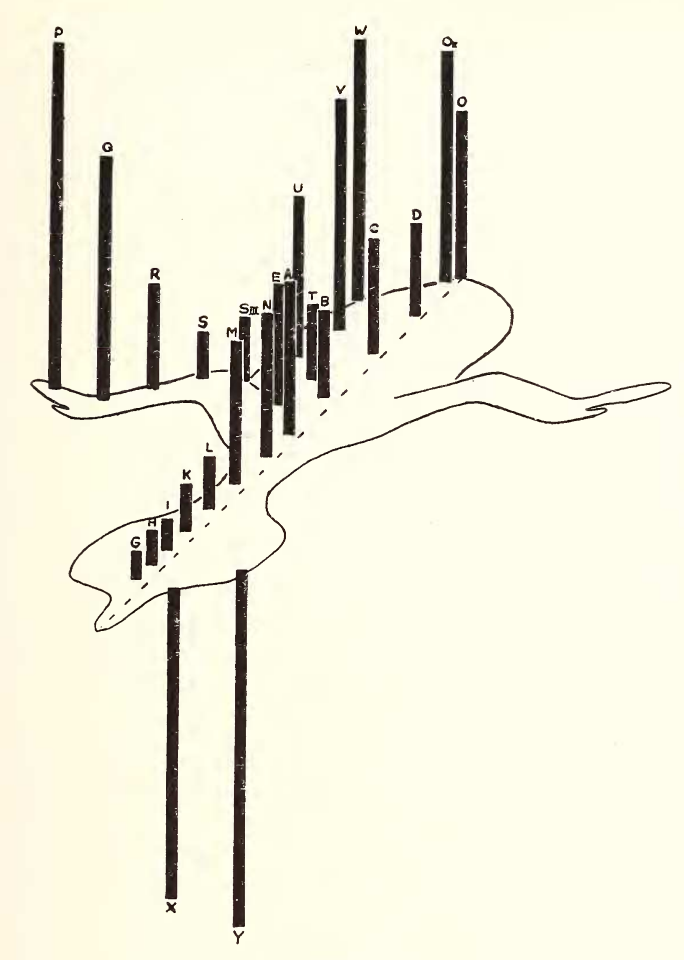


ABB. 13.

Länge der Federanlagen im Moment der ersten Pigmenteinlagerung.

Aus allen Messungen von Federanlagen einer Querreihe im Moment der ersten Pigmenteinlagerung wurde der Durchschnittswert berechnet. Die Durchschnittslänge jeder Reihe wurde als vertikale Säule auf eine horizontale Projektion des Umrisses des Embryos aufgezeichnet.

1 cm der Säulen = 0,275 mm.

A	Reihe des Vorderrückenzentrums an dessen Gabelungsstelle.
B, C, D	3 Reihen des hinteren Rückenzentrums, von vorne nach hinten.
E	Mittlere Reihe des Schulterzentrums.
F, G, H, I, K	5 Reihen des Scheitelzentrums, von vorn nach hinten.
L, M, N	3 » des Nackens, » » » »
O	Steuerfedern.
O II	2. Reihe der Unterschwanzdecken.
P	4. Handschwinge und zugehörige Deckenreihe.
Q	1. Armschwinge » » »
R	6. » » » »
S	11. » » » »
S III	Schulterfittichfeder mit zugehöriger Deckenreihe.
T	Verbindende Reihe in Lücke zwischen hinterem Rücken- und Beckenzentrum.
U	Beckenzentrum, mittlere Querreihe.
V	» » Längsreihe.
W	Schenkelzentrum.
X	Kehle, Querreihe am Schnabelwinkel.
Y	» » auf Ohrhöhe.
Z	Brust, Querreihe auf Schulterhöhe.

Messungen sind auf Abb. 13 und 14 graphisch dargestellt. Es fällt sogleich auf, dass weder die erste Pigmenteinlagerung, noch der zweite Pigmentschub einfach eintreten, sobald die Federanlagen eine bestimmte, für alle Fluren etwa gleiche Länge erreicht haben.



Abb. 14.
Länge der Federanlagen im Moment des 2. Pigmentschubs.
Erklärungen s. Abb. 13. 1 cm = 2,75 mm.

Die erste Pigmenteinlagerung:

Sie beginnt, je nach der Körperregion, in Federanlagen von 0,07—0,83 mm Länge. Am kürzesten sind die Papillen bei diesem Beginn im Scheitelgebiet, sehr kurz auch am Ellbogen; am längsten sind sie an der Hand, am Schnabel, Becken und Schwanz; eine intermediäre Länge von ca 0,2—0,55 mm haben sie an Nacken, Rücken, Schulter und Unterarm.

In der zeitlichen Reihenfolge wird also zuerst Pigment eingelagert in intermediäre oder schon ziemlich lange Dunenanlagen

(Schwanz, Rücken), dann in ganz kurze, intermediäre oder schon ziemlich lange (Scheitel, Ellbogen, Schulter, Nacken, Unterarm, Becken) und zuletzt in die allerlängsten, die gleichzeitig von den Ursprungszentren weg am weitesten peripher gelegen sind (Schenkel und Hand).

Der zweite Pigmentschub:

Er beginnt, je nach Körperregion, in Federanlagen von 2,0 bis 9,2 mm Länge.

Die kürzesten Papillen trifft auch er am Scheitel, die längsten am Schenkel, Becken, Schwanz und Vorderrücken. In einer intermediären Länge werden sie an Hinterrücken, Schultern und Flügeln erfasst.

Anders als bei der ersten Pigmenteinlagerung sind die Längenverhältnisse also nur am Flügel und Vorderrücken. An der Hand und am Unterarm, deren Federn in der Zwischenzeit ziemlich langsam gewachsen sind, kommt es schon in relativ kürzeren Anlagen zum Umschlag, am Ellbogen und Vorderrücken dagegen in relativ längeren, die in der Zwischenzeit ziemlich rasch gewachsen sind.

Auch der zweite Pigmentschub beginnt bei eher langen Anlagen (Nacken), greift dann auf die kurzen und auf etwas peripherer gelegene eher lange und intermediäre über (Rücken, Schulter, Scheitel, Becken, Arm, Schwanz) und erreicht zuletzt die allerlängsten Anlagen und einige intermediäre, die zusammen die periphersten sind. (Unterschwanzdecken, Schenkel, Hand).

b) *Relative Länge.*

Die soeben besprochenen Messungen haben gezeigt, dass weder der erste noch der zweite Pigmentschub einfach eintreten, sobald die Federanlagen eine bestimmte absolute Länge erreicht haben. Es wäre aber möglich, dass die beiden Vorgänge bei einer bestimmten, zum endgültigen Dunenmass proportionalen Länge eintreten. Eine solche relative Länge ist vielleicht das richtigere Mass für den Differenzierungsgrad der Anlage.

Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurde bei zehn schlüpfbereiten Embryonen die Länge der völlig verhornten Dunen in den gleichen Reihen wie bei den früheren Untersuchungen gemessen.

Tabelle 1 gibt an, wieviel Prozent ihrer definitiven Länge die Dunen in den verschiedenen Reihen beim ersten und zweiten Pigmentschub erreicht haben. Auf Abb. 15 ist die Länge der Dunen beim ersten und zweiten Pigmentschub, verglichen mit ihrer definitiven Länge, graphisch dargestellt.

Zur Zeit des ersten Pigmentschubs haben die Federanlagen 0,7—10,3 % ihrer definitiven Länge erreicht. Die Reihenfolge ihrer relativen Längen gleicht der Reihenfolge ihrer

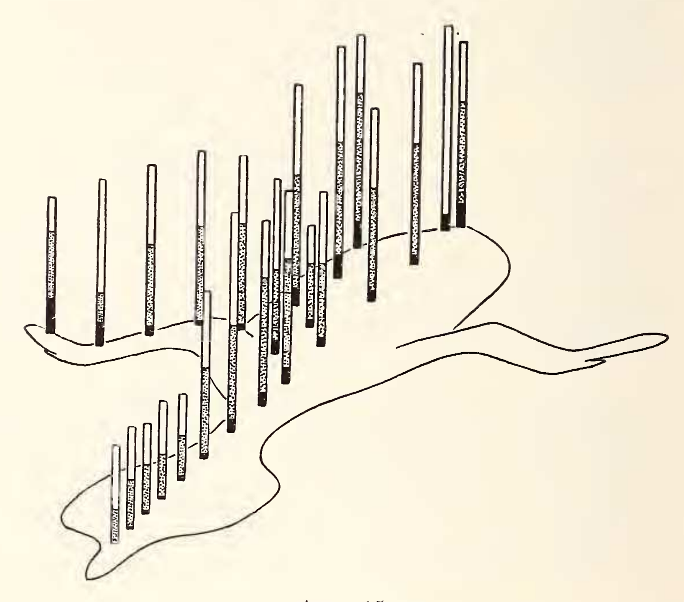


Abb. 15.

Länge der Federanlagen im Momente des ersten und des 2. Pigmentschubs und ihre definitive Länge.

schwarz = Länge beim ersten Pigmentschub.
schwarz + punktiert = Länge beim zweiten Pigmentschub.
ganze Säule = Länge der fertig verhornten Dune.
Weitere Erklärungen s. Abb. 13. 1 cm = 5,5 mm.

absoluten Längen. Die Pigmenteinlagerung beginnt also in den relativ und absolut intermediären oder ziemlich langen Dunenanlagen von Schwanz und Rücken und geht dann auf die ganz kurzen von Scheitel und Ellbogen, die intermediären von Schulter, Nacken und Unterarm und die bereits ziemlich langen des Beckens über. Erst zuletzt gelangt sie zu den relativ und absolut längsten an Hand und Schenkel.

Beim zweiten Pigmentschub haben die Federanlagen, je nach Körperregion, bereits 31,8—75 % ihrer definitiven Länge erreicht. Auch hier gleichen sich die Reihenfolgen der absoluten und relativen Längen, wenn auch nicht so stark wie beim ersten Pigmentschub. Der Umschlag beginnt also bei den relativ und absolut intermediären bis ziemlich langen Anlagen des Nackengebietes, setzt sich dann fort in den kurzen von Scheitel und distalem Unterarm, den intermediären von Schulter, Rücken und Arm und den langen des Beckens und erreicht zuletzt die relativ und absolut intermediären und langen von Unterschwanzdecken, Schenkel und Hand.

TABELLE 1.

Länge der Federanlagen bei Eintritt des ersten Pigmentschubs in Prozenten ihrer definitiven Länge.

Anlagenreihe (s. Abb. 13)	% der definitiven Länge beim 1. Schub	% der definitiven Länge beim 2. Schub	Definitive Länge in mm
F		34,6	5,85
G	1,2	48,1	6,07
H	1,6	54,2	5,40
I	1,3	46,2	5,85
K	2,3	52,2	5,18
L	0,7	54,5	9,90
M	2,6	48,3	13,05
N	3,1	69,4	11,02
A	3,2	64,7	11,47
B	2,3	53,7	9,22
C	2,4	58,8	11,47
D	1,9	60,4	11,92
O	5,0		11,02
O_{11}	3,3	51,9	12,12
E	2,8	47,8	10,35
P	10,3	75,0	8,10
Q	5,9	31,8	9,90
R	2,5	53,3	10,12
S	1,1	56,5	10,35
S_{111}	1,5	60,9	10,35
T	3,0	63,0	6,07
U	3,0	58,6	13,05
V	4,1	59,0	13,72
W	5,0	73,2	12,60
X	9,7		7,65
Y	8,6		9,90
Z			12,38

In einigen Fluren gibt es aber Unterschiede zwischen relativer und absoluter Dunenlänge zur Zeit des zweiten Pigmentschubs:

Hand und distaler Unterarm: In den ziemlich kurz bleibenden Dunen der Hand geschieht der Umschlag am spätesten. Deshalb zwar nur intermediäre absolute, aber die grösste relative Länge. — Im distalen Armgebiet hingegen wachsen die Dunen nach dem Umschlag, der hier früher geschieht, noch recht stark. Deshalb haben sie beim Umschlag eine kurze bis intermediäre absolute, aber die kürzeste relative Länge.

Nacken und Unterschwanzdecken: In diesen Gebieten wachsen die Dunen eher spät, aber dann ziemlich stark. Der zweite Pigmentschub trifft also zwar bei intermediärer bis ziemlich grosser absoluter, aber bei eher kleiner relativer Länge ein.

Es kann also auch die relative Länge der Federanlagen bei Eintreffen des ersten und zweiten Pigmentschubs je nach Körperregion sehr verschieden sein. Die Zentren der Rückenmitte sind, wie schon für die Reihenfolge der ersten Pigmentbildung, auch hier wieder bevorzugt. Sie erhalten ihr erstes Pigment schon, wenn ihre Anlagen noch absolut und relativ kürzer sind als die Dunen der lateralen Zentren.

Tabelle 2.

Durchschnittslänge der Dunenanlagen einiger Federreihen in 6 Altersstadien vom 11. Bruttag bis zum Schlüpftag.

Reihen	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	L	M	N	O	O_2	P	Q	R	S	S_1	T	U	V	W	X	Y	Z
Alter des Embryos	Rücken				Schulter	Scheitel					Nacken			Schwanz		Arm					Becken			Schenkel	Kehle		Brust
ca 11.-13. Bruttag	1,0	0,6	1,2	1,2	0,8	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,6	0,8	1,0	3	0,6	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2	1,2	1,6	0,4	0,2	0,2	0,6
ca 13½.-14. "	3	1,4	2,5	2,5	1,8	0,4	0,6	0,4	0,2	0,4	1,2	1,8	2,0	6	1,2	0,6	0,6	0,6	1,0	1,2	0,8	3	3	1,2	0,6	0,4	1,2
ca 15.-16. "	24	13	23	26	15	3	7	6	6	4	15	26	22	27	14	7	8	8	11	17	6	30	31	19	8	9	18
ca 16½.-17. "	34	19	29	29	22	6	11	10	10	9	24	31	30	34	24	13	14	15	19	21	13	37	39	33	12	16	27
ca 17.-19. "	41	27	38	40	29	15	19	18	19	14	29	44	40	37	37	21	24	22	30	34	17	46	48	45	23	28	42
Schlüpftag	51	41	51	53	46	26	27	24	26	23	44	58	49	49	54	36	44	46	46	46	27	63	61	56	30	41	56

Lage der einzelnen Reihen s. Abb. 13, s. 675.
Länge der Anlagen in Okularmessgittereinheiten (1 Einheit = 225 μ).
Oberer, weisser Tabellenteil = Periode vor dem 1. Pigmentschub.
mittlerer, punktierter Tabellenteil = Periode zwischen 1. und 2. Pigmentschub.
Unterer, werisse Tabellenteil = Periode nach dem 2. Pigmentschub.

c) *Wachstum.*

An einer Serie von 44 Embryonen aus sechs Altersstadien vom Beginn der ersten Pigmenteinlagerung bis zum Schlüpftag wurde die Länge der Dunen in den bisher untersuchten Anlagereihen gemessen. Aus den erhaltenen Zahlen wurde die Durchschnittslänge der Federn jeder Reihe in jedem Altersstadium errechnet. Aus den resultierenden sechs Werten kann für jede Anlagenreihe eine summarische Wachstumskurve aufgezeichnet werden. Tabelle 2 enthält die Zusammenstellung der Durchschnittslängen der Anlagenreihen in jedem Altersstadium, Abb. 16 einige bezeichnende Wachstumskurven.

Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass nur wenige der benützen Embryonen genau datiert waren. Bei den meisten wurden die Federanlagen gemessen und mit den Anlagen von sicher datierten Stadien verglichen. Nach diesem Vergleich wurde ihr Alter bestimmt. Der errechnete Wachstumsverlauf und die Wachstumsgeschwindigkeit haben also keine absolute Gültigkeit. Sinkt oder steigt die Kurve von einem Stadium zum nächsten, dann heisst das nicht sicher, dass auch die Wachstumsgeschwindigkeit sinkt oder steigt. Vielleicht ist nur die Datierung des Stadiums falsch und es müsste eigentlich im Koordinatensystem weiter links oder rechts stehen. Da aber alle Reihen bei der gleichen Embryonenserie gemessen wurden, darf das Wachstum der verschiedenen Reihen untereinander verglichen werden.

Verhältnisse von Wachstumsgeschwindigkeiten zueinander sind also nur bei Gleichzeitigkeit richtig. Aber auch zur Bestimmung der Wachstumsphase, in die die Schübe fallen, dürfen nicht einfach die Formen der Kurven im Moment der Schübe verglichen werden, sondern es muss ein Umweg gewählt werden. Der Verlauf des Wachstums bei den verschiedenen Anlagenreihen muss verglichen werden. Dann wird geprüft, ob die Unterschiede des Wachstumsverlaufs bei den verschiedenen Reihen Beziehungen zeigen zu den Unterschieden in den Pigmentierungsvorgängen. So kann gefunden werden, ob die Pigmentschübe bei allen Reihen in derselben, charakteristischen Wachstumsphase eintreten.

1. *Wachstumsgeschwindigkeit.*

Da die Wachstumsgeschwindigkeit verschiedener Anlagenreihen nur bei Gleichzeitigkeit verglichen werden darf, kann nur eine Auswahl von Anlagenreihen berücksichtigt werden, die vom ersten oder zweiten Schub gleichzeitig getroffen werden.

1. Schub: Die Reihen an Vorderrücken, Nacken, Scheitel und Becken erhalten den 1. Schub etwa gleichzeitig. Die Dunen

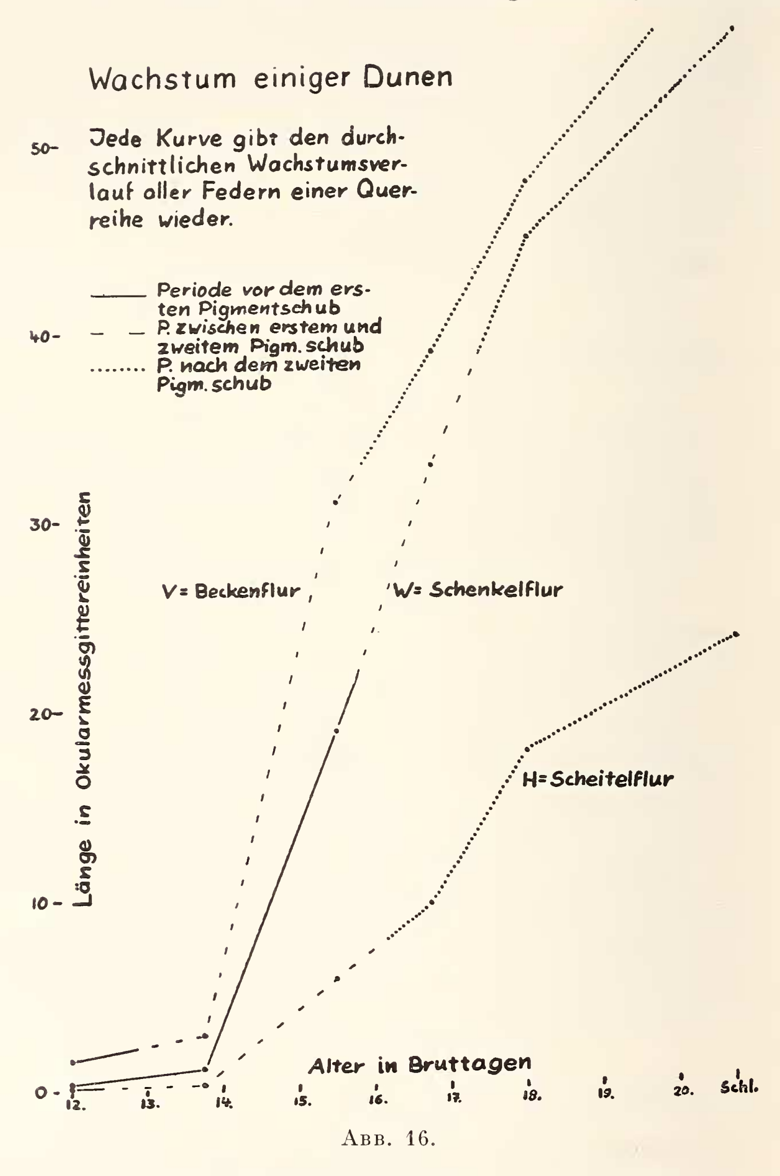


Abb. 16.

wachsen zu dieser Zeit am Scheitel noch sehr langsam, am Nacken etwa 2—3 mal und am Becken und Vorderrücken sogar etwa 3—10 mal rascher.

2. Schub: An Scheitel, Nacken, Rücken, Schultern, Ellbogen-Becken und Schwanz trifft der zweite Schub etwa gleich, zeitig ein. Das Wachstum verläuft zu dieser Zeit am Scheitel relativ langsam, an Ellbogen, Schulter, Schwanz und Becken etwa 1—2 mal so rasch und am Vorderrücken und Nacken schliesslich 2½ mal.

Weder der erste noch der zweite Pigmentschub treffen also die Anlagen bei einer bestimmten, für alle Reihen gültigen Wachstumsgeschwindigkeit.

2. *Wachstumsverlauf.*

Für den Wachstumsverlauf können drei Gruppen von Federanlagen unterschieden werden: α) Früh auftretende, die ihr raschestes Wachstum bereits am 14.—15. Embryonaltag haben. Es sind dies die Dunen am Schwanz, am Becken und am Rücken, also der caudalen Körperpartie. β) Spät auftretende, die erst am 17.—18. Bruttag ihr raschestes Wachstum erreichen. Das sind die Federn des Scheitels, der Kehle und des Spitzenteiles der Vorderextremität. γ) Intermediäre mit etwa gleichmässigem ziemlich raschem Wachstum vom 14.—18. Bruttag. Sie liegen an Rücken, Schulter, Brust, vorderer und hinterer Extremität.

Natürlich gibt es Übergänge von der mittleren Gruppe zu den beiden Extremen, jedoch sind diese voneinander sehr verschieden. Am 15.—16. Tage haben die Anlagen der Gruppe α bereits 5—7 mm (= 45—55% ihrer definitiven Länge) erreicht, die der Gruppe β erst 0,7—2 mm (= 12—27%) und die der Gruppe γ 2,5—4,3 mm (= 24—37%). Auch am 16½—17. Bruttag haben die Dunen von β erst 1,4—3,6 mm (= 23—41%) erreicht, sind also immer noch relativ und absolut kürzer als die der Gruppe α vor etwa 30 Stunden.

Sind nun Zusammenhänge zwischen diesen Verschiedenheiten im Wachstumsverlauf und den Verschiedenheiten im zeitlichen Auftreten der Pigmentschübe zu finden? Durchschnittlich werden die frühwachsenden Anlagen der Gruppe α von den beiden Pigmentschüben früher erreicht als die Papillen der Gruppe β. Aber die Anlagen der beiden Gruppen werden nicht in entsprechenden Phasen ihres Wachstumsverlaufs getroffen. So kann zum Beispiel die erste Pigmenteinlagerung schon bei Anlagen eintreten, die noch sehr langsam wachsen (Scheitel), bei solchen, die gerade mit dem raschen

Wachstum beginnen (Rücken, Schulter usw.) oder schliesslich bei solchen, die schon fast zwei Tage im raschesten Wachstum sind (Schenkel). Auch der zweite Pigmentschub kann noch vor Beginn des raschen Wachstums (Scheitel), oder ½ bis 2 Tage nach seinem Beginn (Arm, Schulter, Vorderrücken, Becken, Schenkel) eintreten.

Die Beobachtung, dass die Pigmentschübe durchschnittlich die Anlagen der früher wachsenden Gruppe α vor denen der spät wachsenden Gruppe β erreichen, lässt sich also auf die schon früher gemachte Feststellung reduzieren, dass längere Anlagen von den Pigmentierungsvorgängen durchschnittlich früher erfasst werden als kürzere. Aufschlussreicher ist ein Vergleich zwischen den einzelnen Fluren in jeder Gruppe. In Gruppe α) erhalten die Dunen an Schwanz und Hinterrücken ihr erstes Pigment schon in einer früheren, langsameren Wachstumsphase als am Becken, in Gruppe β) haben die Scheiteldunen den gleichen Vorsprung gegenüber den Anlagen von Kehle und Hand und in Gruppe γ) schliesslich sind die Rücken- und Schulterdunen den Papillen von Brust und Extremitäten voraus. Beim zweiten Pigmentschub sind die Verhältnisse ziemlich ähnlich.

Es gehen also das erste Auftreten der Federanlagen und ihr Wachstum nach einem caudo-rostralen Gefälle vor sich, während der erste und zweite Pigmentschub mit dorso-ventralem Gefälle ablaufen.

IV. Das dorsale Zentrum.

Die wichtigsten Ergebnisse der Messungen von Länge und Wachstum der Dunen sind:

1. Der Zeitpunkt, in dem der erste und zweite Pigmentschub in den Dunenanlagen auftreten, ist weitgehend unabhängig von deren Länge, Wachstumsgeschwindigkeit und Wachstumsverlauf.
2. Die Pigmentschübe zeigen sich zuerst eher in längeren, meist erst später in kürzeren Anlagen.
3. Von dieser Folge gibt es aber zahlreiche Abweichungen. Die auffälligsten unter ihnen sind:

   Die Dunen des Scheitelgebietes, in denen, obwohl sie die kürzesten am ganzen Vogel sind, erster und zweiter Pigmentschub schon früh erscheinen.

Die Dunen der Unterschwanzdecken, der Schenkel und der Brust, die, obschon sie zu den längsten gehören, von den beiden Pigmentschüben zuletzt erreicht werden.

Diese Ausnahmen zeigen, zusammen mit anderen, weniger deutlichen Abweichungen, dass in den dorsal-medianen Zentren die Pigmentbildung schon bei kürzeren Anlagen beginnt als lateral.

Der Zeitpunkt, in dem die Pigmentschübe eine Federanlage erfassen, hängt also sowohl von ihrer Lage am Körper ab, als auch von ihrer Länge im Moment der Schübe.

Der Anstoss zur Pigmentbildung breitet sich wie eine Welle von einem Zentrum her über den Körper des Embryos aus. Wenn eine Federanlage von ihm erreicht wird, dann reagiert sie mit Pigmentbildung umso rascher, je länger sie ist.

Das Zentrum liegt in der Mitte der Dorsalseite und zwar erstreckt es sich wahrscheinlich vom Scheitel oder Nacken bis zum mittleren Rücken oder sogar in die Beckengegend. Die beiden Schübe gehen wohl vom gleichen Zentrum aus. Die Verschiedenheiten in ihrer Ausbreitung können darauf zurückgeführt werden, dass die Federanlagen der cranialen Körperregionen in der Zwischenzeit einen Teil ihres Wachstumsrückstandes aufgeholt haben. Das Zentrum hat wohl sogar noch eine grössere Bedeutung: Es liegt in der Gegend der früheren Neuralleisten, von denen her ja zu Beginn der Embryogenese die Melanoblasten überall eingewandert sind. Weiter ist auch in der Rückenmitte das Phaeomelanin am dichtesten. Mit steigender Entfernung wird es blasser (siehe S. 655). Schliesslich sei ganz besonders betont, dass nur auf der Dorsalseite, also in der Umgebung des Zentrums ein eigentliches Muster besteht, das gegen die Übergangszonen zu völlig verwischt wird.

Es ist also möglich, dass sich in der Gegend des Rückenmarks ein Zentrum befindet, das ganz allgemein für die Pigmentierung und Musterbildung eine grosse Bedeutung hat.

Dieses Zentrum würde nur auf die Pigmentierung, nicht aber auf die Bildung und das Wachstum der Federanlagen eine Wirkung ausüben. Die Federanlagen zeigen sich ja zuerst caudal, wachsen dann in den mehr caudal gelegenen Zentren am raschesten und werden auch dort am längsten (Becken). Auch die zweite und dritte Federfolge erscheinen zuerst in mehr caudalen Körperabschnitten (Gerber 1939).

Die Messungen liefern also einen Hinweis dafür, dass die Pigmentierung und das Wachstum der Federanlagen zwei verschiedenen, voneinander weitgehend unabhängigen Systemen angehören.

V. Die besonderen Entwicklungen an Kehle und Brust.

Die Pigmentierung der Kehlgegend weicht, wie schon im ersten Teile erwähnt wurde, wesentlich von der des restlichen Körpers ab. Die Dunen sind dunkelgrau, nicht so satt schwarz wie in den Musterflecken des Rückens. Schon mit der Binokularvergrösserung löst sich die Farbe oft in schwarze Körnchen, Streifen und Netze auf hellerem Hintergrund auf und nur bei wenigen Embryonen ist an den dunklen Stellen der Kehle der Mittelteil der Federn so stark pigmentiert, dass das Schwarz wie in den dunklen Rückendunen auch im Binokular noch als ununterbrochene Fläche erscheint.

An der Kehle werden die ersten Melanoblasten nach 14½ Bruttagen sichtbar, etwa ½ Tag später auch die ersten Pigmentstäbchen, die sowohl in den Höfen als auch im umgebenden Gewebe (in Ausläufern der Melanophoren ?) abgelegt werden. Die Pigmentbildung beginnt also später als in allen dorsalen Zentren, aber etwas früher als an der Hand und am Schenkel. Die Dunen sind dann durchschnittlich 0,8 mm lang, also länger als dorsal, aber kürzer als an der Hand. Der Ort, an dem zuerst Pigment eingelagert wird, liegt seitlich, etwa 2—3 Federreihen ventral vom Schnabelwinkel, nur wenig hinter ihm. Dieser Ort trägt auch später die dunkelsten verhornten Kehldunen, zusammen mit der Kehlmitte. Fast gleichzeitig mit dieser ersten Einlagerung erscheint Pigment an der Halsseitenübergangszone etwa halbwegs zwischen Ohr und Schulter, kurz darauf auch am Unteraugenstreif und hinter dem Ohr, etwas später in der Mitte der Kehle. Bei etwa 16½-tägigen Embryonen schliesslich sind alle Lücken geschlossen und es wird an allen später pigmentierten Orten Melanin eingelagert.

Entsprechend dem späten Einlagerungsbeginn treten auch die ersten Körnchen viel weiter apikal in den Anlagen auf als am Rücken. Zum Teil sind es typische Eumelaninstäbchen, daneben sind aber auch Gruppen von kleineren Partikeln zu sehen, die jedoch wohl grösser als die Phaeomelaninteilchen am Rücken sind. Es konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden, ob sie zu einem

der beiden beschriebenen Typen gehören oder ob es sich um einen weiteren Typ oder eine Zwischenform handelt. Jedenfalls haben alle Stäbchen von Anfang an ihre typische Gestalt und Grösse. Auch scheint jeder einzelne Melanophor nur Körnchen gleicher Grösse zu bilden.

An der Basis sind die Kehldunen in viel grösserer Ausdehnung pigmentfrei als die Rückendunen und nur ganz allmählich geht diese weisse Zone in den pigmentierten Mittelteil der Federn über. Diese Dunenfärbung erstreckt sich über eine Region, die vorne von den Hornteilen des Unterschnabels abgegrenzt wird, seitlich von der Verbindungslinie zwischen Schnabelwinkel und Ohr und die caudal etwas über die Höhe des Kiefergelenkes reicht.

Ausserhalb dieser Region sind aber die Federn nicht gleich nach der Art der Rückendunen gefärbt, sondern es gibt eine Übergangszone, in der die Dunen heller sind als an der Kehle, histologisch aber sehr ähnlich aussehen. Dieser Übergangsgürtel erstreckt sich auf jeder Seite von der dorsalen Schnabelwurzel über die Zügelgegend zum Ohr und von dort beidseits des Halsseitenrains bis zur Schulter. Ähnliche Federn sind auch an der Hand, am Schenkel, zwischen Becken- und Bauchflur, am Unterschwanz und bei einigen Embryonen an den Brustseiten unter den Flügeln zu finden. Sie stehen also nicht nur zwischen Rücken- und Kehldunen, sondern auch zwischen den pigmentierten dorsalen Regionen und der pigmentfreien Unterseite. Die caudale Abgrenzung des dunklen Kehllatzes gegen das ventrale Weiss ist ziemlich schroff.

An der B r u s t müssen wieder 2 Typen von Anlagen unterschieden werden:

1. Die lateralen Dunen, die sich in der Uebergangszone zwischen dorsaler und ventraler Pigmentierung befinden.

In ihnen werden die Melanoblasten etwa am 14½.—15. Bruttag sichtbar, ½—1 Tag später die ersten Pigmentkörnchen. Alles spielt sich genau gleich ab wie an der Kehle. Auch an der Brust entstehen Epidermispartien mit typischen Eumelaninstäbchen neben solchen mit kleineren Körnchen. Nur sind die einzelnen dunklen und hellen Flecke meist ausgedehnter als an der Kehle.

2. Die medialen Dunen in der Nähe der Brustmitte.

In ihnen werden weder Pigment noch Melanophoren sichtbar. In der Übergangszone zwischen seitlichen und medialen Brustdunen

befinden sich einige Anlagen, die nur sehrwenige Melanophoren enthalten.

C. PROBLEME UND AUSBLICK

In der vorliegenden Arbeit wurden unter anderem einige Vorgänge beschrieben, die zur Bildung des Musters führen und in einer engen Beziehung zu einem Zentrum stehen, das in der Rückenmitte liegt. Vergleicht man diese Resultate mit den heutigen Kenntnissen über Federbildung und Pigmenteinlagerung, dann ergeben sich einige Probleme und Hypothesen, die in diesem Kapitel dargelegt werden sollen. Einige der Hypothesen wurden ersten Prüfungen unterzogen, die aber nicht genügen, um die Vermutungen zu bestätigen oder zu widerlegen. Sie sollen nur jeweils zeigen, ob sich eine ernsthafte Untersuchung überhaupt lohnen würde.

Zunächst sei noch einmal zusammengefasst, was in den vorigen Kapiteln über das dorsale Zentrum und die mit ihm verbundenen Vorgänge geschrieben wurde:

1. Von ihm her breiten sich die Melanophoren über die ganze Körperfläche aus und lassen nur die Mitte der Ventralseite frei.
2. In seiner Umgebung beginnen der erste und der zweite Pigmentschub. Mit steigender Entfernung treten sie später ein.
3. In seiner Nähe ist die Phaeomelaninpigmentierung am intensivsten, gegen ventral zu fällt sie ab. An Brust und Bauch tritt überhaupt kein Pigment auf.
4. In seiner Umgebung sind dunkle und helle Musterpartien scharf getrennt. Gegen ventral verschmelzen sie. Histologisch lässt sich beim Zentrum in den dunklen Teilen nur Eumelanin, in den hellen nur Phaeomelanin nachweisen. In der mehr ventralen Zone des verschmelzenden Musters sind überall Phaeomelanin neben Eumelanin und vielleicht auch Zwischenstufen zwischen den beiden Pigmenten zu finden.
5. Das Zentrum hat nur für Pigmentierung und Musterbildung Gültigkeit, nicht für die Bildung der Federanlagen.

Diese Feststellungen sagen aus, dass gewisse Vorgänge und Zustände der Musterbildung in einer örtlichen Beziehung zu einem dorsalen Zentrum stehen. Sie sagen, mit Ausnahme von Punkt 1, nichts darüber aus, ob diese Beziehungen ursächlich sind, ob tat-

sächlich vom Zentrum irgendwelche Einflüsse auf die Musterbildung ausgehen.

Dieser Zusammenfassung sei kurz das heutige Wissen über Pigmenteinlagerung und Musterbildung gegenübergestellt. In den letzten beiden Jahrzehnten wurde es bedeutend erweitert, besonders durch Arbeiten amerikanischer Forscher (Lillie, Willier u.a.).

Nach ihnen wird alles Melanin von Pigmentzellen gebildet, die in der Neuralleiste entstehen und schon sehr früh embryonal aus ihr auswandern. Sie gelangen noch undifferenziert in alle Körperregionen, in denen später Melanin eingelagert wird. An Experimenten an verschiedenen Hühnerrassen konnte gezeigt werden, dass dann in den einzelnen Federanlagen das Muster durch das Zusammenwirken von 4 Elementen entsteht:

1. der dermalen Federpapille,
2. der Epidermis,
3. der Melanophoren, und
4. von Faktoren, die von aussen dieses 3-teilige System beeinflussen.

Die einzelnen Elemente haben ganz bestimmte Funktionen:

1. Die dermale Federpapille induziert die Federbildung und bestimmt die dorso-ventrale Symmetrie und die Orientierung der Anlage.
2. Die Epidermis bestimmt die artmässige und lokale Ausbildung der Federform. Sie steht unter dem Einfluss der Cutispapille, denn diese bestimmt ja Zeit und Ort der Federbildung und die Orientierung der Anlage.
3. Die Melanophoren bestimmen die arttypische Pigmentierung. Für einen Genotyp sind sie alle isopotent. Sie haben aber verschiedene Differenzierungsmöglichkeiten, die sie je nach den Einflüssen aus der sie umgebenden Epidermis verwirklichen. Ein wichtiger Epidermiseinfluss ist zum Beispiel die Wachstumgeschwindigkeit. Wenn sie sich verändert, dann verändert sich auch die Pigmentbildung.
4. Die „äusseren“ Faktoren können verschiedener Art sein:

   a) Hormone können die Differenzierungsrichtung der Melanophoren verändern. Die Schwelle und die Zeit die erforderlich ist, bis ein Hormon wirkt, sind aber je nach Flur, Feder oder

Federteil verschieden. Die Epidermis modifiziert also die Hormonwirkung auf die Pigmentzellen lokal in verschiedener Weise (Willier 1942).

b) Auch nervöse Einflüsse können das Muster modifizieren (Caridroit 1947).

c) Stoffwechselstörungen und Mangelerscheinungen verändern manchmal die Pigmentbildung.

d) Über weitere äussere Faktoren konnte nichts gefunden werden.

Es soll nun geprüft werden, ob diese neueren Kenntnisse etwas zur Interpretation der bei den Seeschwalben gefundenen Verhältnisse beitragen können.

a) Wanderung der Melanoblasten, Rolle der Neuralleiste.

Die Neuralleiste, die Quelle der Pigmentzellen, liegt im beschriebenen Zentrum. Damit ist dessen Bedeutung für die erste Phase der Musterbildung klar. Es bleibt offen, ob auch die spätern auf das Zentrum ausgerichteten Vorgänge mit der Neuralleiste etwas zu tun haben.

b) Erster und zweiter Pigmentschub.

Die Zeit, die von der Einwanderung eines Melanoblasten bis zum Beginn seiner Pigmentbildung verstreicht, ist keine feste, für die Pigmentzelle typische Grösse. Nach allen Untersuchungen an Amphibien und Vögeln ist sie vollständig abhängig vom umgebenden Gewebe. Das bedeutet, dass die Ausbreitungsrichtung des ersten und zweiten Pigmentschubs nicht einfach eine Folge der Einwanderung der Melanophoren vom Zentrum sein kann, sondern tatsächlich auf eine neue Wirkung hin geschieht.

Twitty und Bodenstein (1944) beobachteten, dass bei Amphibienlarven die Differenzierung der Melanophoren cranial und dorsal beginnt und mit dem Entwicklungsgradienten der umgebenden Gewebe parallel verläuft. Bei den Seeschwalben beginnt die Differenzierung der Pigmentzellen ebenfalls dorsal und eher cranial, jedoch geht sie nicht mit Entstehung und Wachstum der Federanlagen zusammen, denn diese beginnen an ganz andern Orten und nehmen einen andern Verlauf. Dies scheint zunächst auf einen

TABELLE 3.

Beginn der Pigmenteinlagerung und Differenzierung der Epidermis des Federkeims.

Masse aus Längsschnitten, in μ.

Um Fehler durch Einbeziehen von nicht zentral getroffenen Schnitten zu vermeiden, wurde als Mass für Länge und Gesamtquerschnitt stets der grösste gefundene Wert verwendet. Dagegen wurde für die Stärke der Epidermis stets der kleinste gefundene Wert genommen, um keinen Fehler durch tangential getroffene Schnitte zu erhalten.

Körperregion und Nummer des Embryos	Länge der Anlage	Querschnitt der Anlage bei												Entfernung von der Follikelbasis	
		120			240			400			560				
		μ Entfernung von der Follikelbasis													
		ganze Anlage	Epidermis ventral	Epidermis dorsal	ganze Anlage	Epidermis ventral	Epidermis dorsal	ganze Anlage	Epidermis ventral	Epidermis dorsal	ganze Anlage	Epidermis ventral	Epidermis dorsal	des basalsten Pigments	des basalsten sichtbaren Melanophoren
Rücken:															
58	176	144	28	28										8	120
51 *a*	234	192	24	24										16	144
b	280	176	28	28										40	136
53	440	184	36	40	144	36	48							136	112
70	960	168	32	32	168	40	40	152	44	48	136	40	40	8	160
Brust:															
51	176	152	16	16											
80	720	176	20	20	192	32	44	200	48	44	144	44	52		
88 *a*	ca 600-800	184	32	28	168	48	40	160	48	44				360-400	240
b	640	176	32	32	176	48	40	176	56	56	168	56	52	480	240-280
81 *a*	680	160	16	16	160	28	32	120	32	32	80	20	24		
b	960	176	32	32	144	44	40	120	32	40	88	20	32		
87	1240	160	24	24	160	48	48	136	48	52	128	44	44		256
95	2000++	192	28	28	192	40	40	176	48	48	168	52	52	416	360
Kehle:															
51	360	160	16	16	152	28	28								
83	528	152	16	20	160	32	24	96	28	24					
88 *a*	656	152	24	32	144	40	52	120	32	48	92	28	36		200
b	800	152	24	28	148	44	52	128	36	44	104	36	40	400	200
91	1120	144	28	32	152	56	52	144	52	56	120	40	40	320	160

prinzipiellen Unterschied gegenüber den Amphibien hinzuweisen. Es braucht aber durchaus nicht daraus geschlossen zu werden, dass die Seeschwalbenpigmentzellen für den Zeitpunkt ihrer Wandlung eine gewisse Unabhängigkeit von der umgebenden Epidermis besitzen. Die Differenzierung der Epidermis braucht nicht mit der Federanlagenbildung, die eine Wirkung der Cutis ist, parallel zu verlaufen. Sie kann bei gewissen Dunen schon sehr bald nach dem Auftreten der Höcker in sehr kurzen Papillen weit fortgeschritten, bei andern dagegen noch viel später in schon ziemlich langen Anlagen noch zurückgeblieben sein. Für die Prüfung dieser Annahme sind zu wenig Präparate vorhanden, doch sollen einige Messungen wenigstens zeigen, ob sie einer ersten Vorkontrolle standhält. Gemessen wurde die Dicke der Epidermis als Mass ihrer Differenzierung in Anlagen aus der Rücken-, Brust- und Kehlflur einer kleinen Serie von Embryonen, die etwa am Beginn der Pigmenteinlagerung stehen. Der Epidermisdicke wurde jeweils gegenübergestellt die Entfernung der basalsten erkennbaren Melanophoren und Melaninkörnchen von der Federinsertion.

Tabelle 3 zeigt, dass am Rücken schon die jungen, kurzen Anlagen von etwa 0,2—0,4 mm Länge 0,12 mm von ihrer Basis entfernt einen Epidermisüberzug von 25—30 μ Dicke haben. Melanin und Melanophoren sind bei ihnen schon sehr basal zu sehen. Bei allen Kehl- und Brustdunen unter 0,6 mm Länge ist hingegen die Epidermis an der gleichen Stelle höchstens 20 μ stark, also ungefähr noch gleich dünn wie an den Hautpartien zwischen den Federn. Diese Dunen enthalten erst viel weiter apical erkennbare Pigmentzellen und Pigment. Der Unterschied zwischen den Rückendunen einerseits und den Brust- und Kehldunen andererseits scheint zwar sehr deutlich, ist aber wegen der kleinen Anzahl von Messungen nicht significant.

Die längeren Dunen, in denen schon seit einiger Zeit Pigment gebildet wurde, haben in den drei Fluren eine ungefähr gleich mächtige Epidermis.

Es scheint also, dass tatsächlich am Rücken, wo schon in sehr kurzen Papillen Melanin eingelagert wird, sich die Epidermis nach dem Auftreten der ersten Höcker rasch verdickt, während sie an Brust und Kehle, wo die Pigmentbildung erst in längeren Anlagen einsetzt, erst viel später stärker zu werden beginnt. Das würde wohl heissen, dass überall, wo die Cutis die Bildung einer Feder

induziert, das Längenwachstum der Epidermis sogleich beginnt, ihre Differenzierung aber einem von dorso-cranial nach ventrocaudal verlaufenden Gradienten folgt. Dieser wäre die Ursache für die Ausbreitungsrichtung des ersten Pigmentschubs.

Einige Tage nach dem ersten wird der zweite Pigmentschub sichtbar. Er breitet sich über den ganzen Körper in ungefähr der gleichen Richtung aus wie der erste und trifft Anlagen, die in Struktur und Entwicklungszustand nicht von den Keimen unterschieden werden konnten, in die schon bisher Eumelanin eingelagert wurde. Es bleibt noch unbekannt, ob er durch einen Impuls ausgelöst wird, der ausserhalb der Federanlage entsteht (Hormone, Nerven usw.) oder durch Faktoren, die in ihr selbst lokalisiert sind. Ebenso könnte seine Ausbreitungsrichtung eine Folge früherer Vorgänge sein oder durch eine neue Wirkung verursacht werden, die in Beziehung zum dorsalen Zentrum steht.

c) Aufhellung der Melaninpartien gegen ventral. Pigmentlosigkeit der Ventralseite.

Es liegt nahe, zu vermuten, die zunehmende Aufhellung der Phaeomelaninpartien gegen ventral und schliesslich die völlige Pigmentlosigkeit von Brust und Bauch, hänge zusammen mit der zunehmenden Entfernung von der Neuralleiste, dem Herkunftsort der Chromatophoren. Nach Twitty (1944) führt die gegenseitige Abstossung der Melanoblasten zu ihrer Wanderung. Diese muss also zu einer regelmässigen Verteilung über den ganzen Körper führen. Die Zellen kommen aber nur langsam vorwärts und ihre Beweglichkeit hält nur kurze Zeit an, dann treten sie in die Epidermis ein und bleiben dort am Platze (Watterson 1942). In der kurzen Wanderperiode gelangen sie vielleicht nicht bis zur Mitte der Ventralseite und das könnte der Grund dafür sein, dass dort die Dunen pigmentfrei bleiben.

Die Federanlagen der Hand und des Schenkels enthalten Melanin, trotzdem sie z.T. weiter von der Neuralleiste entfernt sind als die Brust- und Bauchfedern. Zur Zeit der Pigmentzellenwanderung bestehen aber die Extremitäten noch aus sehr kleinen Stummeln, deren Spitzen dem Rücken näher liegen als die ventrale Körpermitte und deshalb wohl auch vor dieser von der Melanoblasten erreicht werden.

Wenn die Fortbewegung der Chromatophoren tatsächlich aufhört, bevor sie zu einer regelmässigen Verteilung geführt hat, dann

bleibt aber nicht nur die Ventralseite frei, sondern die Dichte der Pigmentzellen muss gegen die Unterseite hin kontinuierlich abnehmen. Dieses Gefälle könnte dann bestehen bleiben oder durch die Mitosen die der Melaninbildung vorangehen, ausgeglichen werden. Die letzte Kolonne der Tabelle 4 [1] zeigt, dass die wenigen untersuchten Brustfedern in einem bestimmten Abschnitt bei erster Prüfung tatsächlich weniger Melanophoren enthalten als die Rückenanlagen.

Tabelle 4.

Anzahl der Melanophoren und Stärke der Epidermis in Anlagen von Rücken, Brust und Kehle.

Masse wie bei Tabelle 3 genommen. Anzahl der Melanophoren = Durchschnitt aus 10 Zählungen der Längsschnitte, die die Anlage am zentralsten trafen.

Körperregion und Nummer des Embryos	Länge der Anlage	Querschnitt der Anlage bei						Anzahl der Melanophoren 800-960 μ von der Follikelbasis
		400		800		3200		
		μ von der Follikelbasis						
		ganze Anlage	Epidermis	ganze Anlage	Epidermis	ganze Anlage	Epidermis	
Rücken								
96 II 2	2400++	152	52	152	52			11
107 II 2	4000++	200	56	200	60	88	36	13
111 II 1		212	68	224	64	112	36	12
122 II 4		184	64	200	64	112	32	11
Brust:								
105 2		176	60	184	76			10
114 2		192	60	184	60	120	40	7
121 1		192	56	184	56	100	32	8
139 2		168	52	172	60	148	40	3 *
Kehle:								
95		120	40	112	40			5
104 1		176	60	120	44			8
2		176	64	144	48			10
146		148	48	144	48			3 *

* In Verhornung, Melanophoren am Degenerieren.

[1] Alle Messungen und Zählungen der Tabelle 4 wurden an nur wenigen Embryonen durchgeführt. Sie sind nur als erste Hinweise, nicht als Material zu einer eigentlichen Prüfung der behandelten Fragen zu bewerten.

Sowohl das Fehlen von Pigment auf der Ventralseite, als auch das dorso-ventrale Gefälle der Phaeomelaninintensität könnten also Folgen der Geschwindigkeit und der Dauer der Wanderung der Melanoblasten sein.

In den Flügeln allerdings, die nach der Festsetzung der Melanophoren am meisten wachsen, ist die Phaeomelaninpigmentierung intensiv. In ihnen müssen wohl zahlreichere Mitosen als in anderen Regionen den Rückstand in der Melanoblastenzahl ausgleichen.

An Brust und Kehle sind absolut deutlich weniger Melanophoren, trozdem die Epidermis an der Brust etwa gleich stark und an der Kehle nur wenig schwächer ist als am Rücken.

d) Bildung des Zeichnungsmusters.

Die Bildung von Eumelanin und Phaeomelanin, ihr Erscheinen in zwei Schüben und das dorso-ventrale Gefälle der Phaeomelaninintensität führen wohl zu einer charakteristischen vom Rücken zur Unterseite gestuften Färbung, aber noch nicht zu einem Zeichnungsmuster. Erst dadurch, dass der erste Schub der Pigmentbildung je nach Ort zu zwei verschiedenen Resultaten führt, kommt das Muster zustande. Die lokale Alternative der Melaninproduktion beim ersten Pigmentschub verdient also grösste Beachtung.

1) Histologische Unterschiede zwischen hellem und dunklem Musterelement und ihre Entstehung:

Aus neueren experimentellen Arbeiten amerikanischer Zoologen ist zu sehen, dass Hell-Dunkelmuster auf zwei prinzipiell verschiedene Arten entstehen können.

α) Musterbildung durch lokal wechselnde Dichte der Pigmentzellen. Bei den Larven verschiedener Amphibien wurde festgestellt, dass sich die Melanoblasten, die nach der Wanderung wahrscheinlich regelmässig verteilt sind, später wieder neu gruppieren. An einigen Stellen führt das zu Anhäufungen, den dunklen Partien des Musters. Die Form der Neugruppierung und damit das Zeichnungsmuster wird zum Teil durch die Chromatophoren selbst, zum Teil durch das umgebende Gewebe (z. B. Somiten) bestimmt. Alle Pigmentzellen bilden dann auf gleiche Weise Melanin und die dunklen und hellen Musterpartien sind einfach ein Ausdruck für die Dichte der Melanophoren. Sie sind nicht scharf getrennt, sondern gehen in allmählichem Gefälle ineinander über.

Auch bei adulten Amphibien geht die Musterbildung wohl vor allem nach dieser Art vor sich. Etwas abweichend verläuft sie bei *Triturus torosus*. Bei ihm häufen sich schon gleich bei der ersten Wanderung die Melanoblasten am Dotterrand (TWITTY 1936 und TWITTY u. BODENSTEIN 1936).

β) Musterbildung durch lokal wechselnde Differenzierungsrichtung der Pigmentzellen.

Bei Hühnern kommt eine andere Art der Musterbildung vor. Bei der Wanderung verteilen sich die Melanoblasten, dann gruppieren sie sich wohl nicht mehr um, sondern nehmen, je nach der Epidermisstelle, in die sie gelangt sind, eine andere Differenzierungsrichtung.

WILLIER (1948 u. a.) nimmt an, dass die ursprünglich isopotenten Melanoblasten jeder Art sich in eine beschränkte Zahl von verschiedenen, spezifischen Typen differenzieren können, je nach den Einflüssen die sie aus der Umgebung erhalten.

Zwei solche Typen sind z. B. bei New-Hampshire Red-Hühnern die schwarz- und die rotbildenden Melanophoren. Bei Barred Plymouth Rock-Hühnern gibt es einen Pigmentzellentypus, der die Bänderung verursacht.

Die Form des Zeichnungsmusters hängt also ab:

von der Feldereinteilung der Epidermis;
von Einflüssen die im Hinblick auf die Federanlagen, von aussen kommen (Hormonen, Nerven usw.), und
von den Chromatophoren, die spezifisch auf die Einflüsse aus der Umgebung reagieren.

Die Epidermiseinteilung kann mit einem Gerüst verglichen werden oder einer Form, in die die Pigmentzellen und die „äusseren" Einflüsse das besondere Material liefern.

Die Determination der Epidermis in verschiedene Felder erfolgt schon sehr früh, lange vor der ersten Anlagenbildung, bei Hühnchen schon vor der Ankunft der Melanophoren (Flügel ca 80. Brutstunde). Flügelstummel, die gerade vor der Einwanderung der Pigmentzellen transplantiert wurden, bildeten später Federn von herkunftsgemässer Form und Anordnung. Wurde die Transplantierung unmittelbar nach Ankunft der Chromatoblasten vorgenommen, dann entwickelte sich auch das Zeichnungsmuster herkunftsgemäss (WILLIER 1948, RAWLES 1944 u.a.).

Bei der dunenjungen Flusseeschwalbe, wie übrigens wohl bei allen Vögeln, geschieht die Musterbildung zweifellos nach der zweiten der beschriebenen Arten. Auch hier sind in den dunklen und in den hellen Partien Melanophoren vorhanden, nur nehmen sie in beiden eine andere Differenzierungsrichtung (s. S. 672/673). Ob aber auch die weiteren Vorgänge prinzipiell gleich verlaufen wie sie sich nach der Annahme Williers bei Hühnern abspielen, müsste noch untersucht werden. Vor allem muss die Frage vorläufig offen bleiben, ob die Epidermis auch bei dunenjungen Seeschwalben sehr früh in ihre Felder determiniert wird oder ob die Form des Musters durch spätere, vielleicht erst bei der Pigmentbildung einwirkende Geschehnisse zustande kommt. Es zeigen sich nämlich bei näherem Vergleich recht bedeutende Unterschiede zwischen den Verhältnissen bei Seeschwalben und bei Hühnern:

Bei den in der Literatur geschilderten Hühnerzeichnungsmustern, an denen zwei Typen von Melanophoren beteiligt sind, handelt es sich ausschliesslich um Konturfederkleider. Parallel mit den Pigmentierungsunterschieden laufen stets auch Strukturunterschiede der Federn und feststellbare physiologische Verschiedenheiten (z. B. Wachstumsgeschwindigkeit). Die Grenzen zwischen den Melanintypen sind zwar oft scharf, jedoch kommen in der Regel in den einzelnen Federn beide Typen vor, zu einem gesetzmässigen Muster zusammengefügt, das sich meist von Feder zu Feder, einem Gradientensystem folgend, allmählich verändert. Die einzelne Feder ist ein Musterelement, das sich in Variationen wiederholt. Alle diese Verhältnisse sind bei dunenjungen Seeschwalben wesentlich anders. In der Struktur und den messbaren physiologischen Eigenschaften (Wachstumsgeschwindigkeit, Differenzierungsablauf usw.) benachbarter dunkler und heller Federanlagen konnten keinerlei Unterschiede gefunden werden. Die Grenzen zwischen phaeomelanin- und eumelaningefärbten Federn sind scharf und können auch auf irgendeine Weise längs durch Federn verlaufen, ohne Beziehung zu ihrer Struktur. Die einzelne Feder ist, unabhängig von ihrer Form, dunkel, hell oder in eine helle und eine dunkle Längspartie gespalten. Aus ihrer Färbung kann ihre Lage nicht bestimmt werden. Die Dune steckt in keinem Gradientensystem, das ihre sichere Einordnung zwischen den andern Federn erkennen liesse. Die Faktoren, die für die Form des Musters verantwortlich sind, müssen also sehr spezifisch nur auf

die Pigmentierung wirken, es können nicht die gleichen sein, die auch die Form der Federn bestimmen. Bei den Hühnern dagegen wirken die musterbildenden Faktoren wohl parallel damit auch auf Form und Struktur der Federn.

Diese Unterschiede gelten wohl eher zwischen Dunenkleid- und Konturgefiedermuster als zwischen Seeschwalben- und Hühnerzeichnungen. Was für dunenjunge Seeschwalben charakteristisch ist, mag also auch bei dunenjungen Hühnchen gelten, sofern sie überhaupt ein Zeichnungsmuster haben. Vielleicht gilt für einige Arten auch das Gleiche für das Konturgefieder.

Jedenfalls zeigen aber die geschilderten Verschiedenheiten, dass das Muster einer dunenjungen Flusseeschwalbe wesentlich anders als das eines Huhns im Konturgefieder aufgebaut ist. Man muss deshalb auch mit Unterschieden in der Determination und den bei der Entstehung wirkenden Faktoren rechnen.

Es bestehen zwei Gründe für einen Verdacht, dass bei Dunenjungen die Musterdetermination nicht gleichzeitig mit der Determination der Flurenanordnung erfolgt:

1. Die zuweilen beobachtete, aber noch ungenügend geprüfte Verschiebung der Symmetrie des Musters gegenüber der Symmetrie der Federanordnung. Bei gleichzeitiger Determination wäre wohl anzunehmen, dass auch die beiden Symmetrieachsen zusammenfallen.

2. Die zahlenmässige Verhältnis der Mustergrenzen, die zwischen zwei Dunen hindurchverlaufen zu denjenigen, die eine Dune durchschneiden. Bei ihrem ersten Auftreten erscheinen die Federanlagenreihen zuerst als ganze Leisten, die sich dann in Höcker unterteilen. Diese liegen dichtgedrängt und nehmen fast die ganze Hautfläche der Flur ein, während die Zwischenräume nur aus sehr schmalen Furchen bestehen. Nun rücken aber die Höcker immer mehr auseinander und noch vor Beginn der ersten Pigmenteinlagerung nehmen die Zwischenräume in den Fluren einen viel grösseren Platz ein als der Grundriss der Anlagen. Geschieht die Determination der Musterbezirke schon sehr früh wie die der Federanordnung, dann ist anzunehmen, dass die meisten Grenzen durch die Federanlagen hindurchverlaufen und nur wenige durch die Zwischenräume, die ja in frühen Stadien sehr eng sind. In Wirklichkeit ist aber das Gegenteil der Fall und der Verdacht ist deshalb begründet, dass die Determination des Musters erst erfolgt, wenn die Anlagen bereits auseinandergerückt sind. Diese Überlegung ist allerdings nur richtig, wenn die Vergrösserung der Zwischenräume durch Mitosen in der eigenen Epidermis erfolgt und nicht durch Übertritt eines Teils der

Anlagenepidermis auf die Zwischenräume. Da beim Federwachstum die Hauptmitosenzone in einem Ring ganz an der Basis der Anlage liegt, scheint diese Voraussetzung gegeben.

2) Das dorso-ventrale Gefälle in der Ausprägung des Musters:

Bisher wurde nur das Muster der Dorsalseite berücksichtigt, das klar in helle Felder und dunkle Flecke unterteilt ist, die auf die Haut projiziert werden können.

Es wurde aber schon in früheren Abschnitten erwähnt, dass gegen ventral das Muster nicht so scharf gezeichnet ist. Hier sind die meisten Federanlagen gefleckt. Auf histologischen Schnitten sieht man nebeneinander einzelne Zellen oder Gruppen von Phaeomelanophoren oder Eumelanophoren. Die Eumelaninkörnchen haben die gleiche Grösse, Form und Anordnung wie am Rücken, sie werden aber von den einzelnen Zellen wohl nicht so zahlreich gebildet. Die Phaeomelaninkörnchen sind in ihrer Anordnung typisch, erscheinen aber grösser[1] als am Rücken und wohl auch etwas weniger zahlreich.

Es könnte sich um Übergangsformen zwischen den kleinen und den grossen Pigmentstäbchen handeln, die am Rücken beide nur in reiner Form gebildet werden. Mit den angewandten Mitteln ist das aber nicht sicher zu erkennen und es bleiben drei Möglichkeiten der Interpretation offen:

1. Es gibt zwei prinzipiell verschiedene Typen von Melanophoren und Pigmentstäbchen ohne Zwischenformen. Die beiden Arten haben aber eine beträchtliche Variationsbreite, die besonders gegen ventral zum Ausdruck kommt.
2. Die beiden scharf getrennten Typen am Rücken sind nur Extreme einer einzigen Art von Pigmentbildung. Weiter ventral zeigen sich Übergänge zwischen diesen Extremen.
3. Es gibt drei prinzipiell verschiedene Typen von Melanophoren und Pigmentstäbchen, von denen der eine einer Zwischenform zwischen den beiden andern gleicht und nur ventral vorkommt.

Dorsal wachsen also über einem bestimmten Hautbezirk während des ersten Pigmentschubs Federteile, die entweder ausschliesslich grosse, dunkle oder nur kleine, helle Pigmentstäbchen

[1] Bei den wenigen untersuchten Brustanlagen waren die Phaeomelaninkörnchen deutlich grösser als bei allen beobachteten Rückenanlagen. Da sie aber nicht von den gleichen Individuen stammten wie die Rückendunen, handelt es sich vielleicht nicht um einen regionalen sondern um einen individuellen Unterschied.

von geringer Variabilität enthalten. Gegen ventral hingegen entstehen über einem Hautfleck neben- und nacheinander Federteile mit grossen, dunklen und kleinen, hellen Pigmentstäbchen, die zudem noch eine grössere Variabilität zeigen. Die Art der Musterbildung, die auf Seite 697/698 als charakteristisch für dunenjunge Seeschwalben im Unterschied zu Hühnern bezeichnet wurde, trifft also für die ventraleren Partien nicht zu und man könnte deshalb versucht sein, die geschilderten Unterschiede für unwesentlich zu halten. Die frühere Beschreibung für die Seeschwalben gilt aber überall dort wirklich, wo ein eigentliches Zeichnungsmuster vorhanden ist. In den ventrolateralen Regionen entstehen zwar bei Seeschwalben, wie bei Hühnern am ganzen Körper, über gleichen Hautpartien beieinander helle und dunkle, variable Flecken, bei Hühnern sind sie aber einem strengen Gradientensystem untergeordnet, das das Muster bestimmt, während sie bei Seeschwalben chaotisch verteilt sind. Deshalb entsteht bei diesen hier auch keine eigentliche Musterzeichnung mehr, sondern eine ungemusterte Übergangszone zu den pigmentfreien Gebieten. Dorsal ist die Haut in scharf abgegrenzte Felder unterteilt, die voneinander wesentlich verschiedene physiologische Bedingungen bieten, die jeweils nur die Bildung von Phaeo- oder von Eumelanin gestatten. In der Übergangszone dagegen herrschen wohl Zwischenbedingungen, die bei geringsten Veränderungen durcheinander Phaeo- und Eumelanin entstehen lassen. Das Gefälle von scharfer Trennung bis zu völliger Durchmischung von hellem und dunklem Pigment nimmt von dem dorsalen Zentrum seinen Ausgang, das auch die Melanoblasten liefert und das bei der Ausbreitung der Pigmentschübe manifest wird. Es bleibt noch unbekannt, ob irgendeine direkte Beziehung zwischen den verschiedenen Vorgängen und Zuständen besteht, die auf dieses Zentrum ausgerichtet sind.

e) Die grauen Dunen der Kehle.

Während an Brust und Bauch die Dunen der Ventralseite weiss bleiben, sind sie an der Kehle pigmentiert.

Weiter oben wurde die Vermutung ausgesprochen, dass die Melanophoren in der kurzen Zeit ihrer Wanderung die Ventralseite des Körpers nicht erreichten. Da an der Hals- und Kehlgegend der 4—6 tägige Embryo einen wesentlich kleineren Querschnitt hat als an Brust und Bauch, können die Melanophoren rascher bis auf die

Unterseite gelangen. Vorläufig darf also wohl an der Hypothese festgehalten werden, dass die Pigmentlosigkeit gewisser Teile der Ventralseite mancher dunenjunger Vögel direkt zusammenhängt mit der Geschwindigkeit und Dauer der Melanoblastenwanderung. Erste Prüfungen an Lachmöven und Kiebitzen widersprechen dieser Vermutung nicht.

Die Verwandtschaft von Kehlfärbung und Pigmentierung der ventrolateralen Übergangszone, die auch bei den histologischen Untersuchungen deutlich wurde, führt zur Vermutung, dass auch sie in einem Bereich liegt, in dem die musterbildenden Faktoren nicht mehr so stark wirken wie dorsal und dass dadurch die Vermischung der Phaeo- und Eumelanophoren zustande kommt, die zur grauen Farbe führt.

f) Die Bedeutung des dorsalen Zentrums.

Aus den Erwägungen der letzten Abschnitte ergeben sich einige Zusammenhänge zwischen den Vorgängen und Zuständen, die auf das dorsale Zentrum ausgerichtet sind:

1. Wahrscheinlich hängt die Pigmentlosigkeit der Ventralseite und das dorso-ventrale Gefälle der Intensität des Phaeomelanins direkt mit der Herkunft der Chromatophoren aus der Neuralleiste zusammen.

2. Weiter hängt wohl die Ausbreitungsrichtung des ersten Pigmentschubs vom Differenzierungsgradienten der Federepidermis ab, der auch beim dorsalen Zentrum seinen Ausgang nimmt.

3. Zwischen dem Gefälle der Musterausprägung, der Ausbreitungsrichtung des zweiten Pigmentschubs und den unter 1. und 2. geschilderten Verhältnissen wurden keine weiteren Beziehungen gefunden.

Alle geschilderten Vorgänge, die sich nach dem dorsalen Zentrum richten, zeigen eine deutliche finale Beziehung: Die Bildung des Zeichnungsmusters und der Struktur des Gefieders. Ob sie auch in engeren causalen Beziehungen zueinander stehen, bleibt, abgesehen von den wenigen, eben aufgezählten Beispielen, vorläufig noch unbekannt.

Gerade die eigentlich musterbildenden Vorgänge, die Trennung in helle und dunkle Flecken und ihr dorso-ventrales Gefälle scheinen sehr unabhängig von den andern Geschehnissen der Pigmentein-

lagerung zu sein. Sie können kaum als Begleiterscheinungen anderer embryonaler Entwicklungsvorgänge verstanden werden, sondern nur im Hinblick auf das fertige Muster und betonen damit dessen Eigenwert.

Pigmentierung, Musterbildung und Federdifferenzierung stehen unter dem Einfluss des dorso-ventralen Gradienten, die Entstehung der Federanlagen hingegen folgt einem caudo-cranialen Gefälle. Zeichnungsmuster und Federstruktur werden von Epidermis und Chromatophoren bestimmt, während der Anstoss zur Federbildung von der Cutis kommt (s. Seite 689). Das dorsale Zentrum hat also nur für Epidermis und Pigmentzellen eine Bedeutung, die Cutis hingegen folgt anderen Gradienten. Die relative Unabhängigkeit des Zeichnungsmusters von der Federbildung und -anordnung hängt also zusammen mit der relativen entwicklungsphysiologischen Selbständigkeit der beiden Keimblätter in der Haut.

D. ZUSAMMENFASSUNG.

Das Zeichnungsmuster der dunenjungen Flusseeschwalben besteht aus dunkelbraunen Flecken auf einem hellbraunen Hintergrund. Es bedeckt nur die dorsalen und lateralen Partien dəs Vogels, Brust-und Bauchmitte bleiben pigmentfrei.

Fast nur die Federn enthalten Pigmente, und zwar ausschliesslich Melanine. Die dunklen Flecke enthalten Eumelanin, die hellen Federpartien Phaeomelanin.

Im dorsalem, gemusterten Teil des Gefieders kommen Dunen von nur zwei verschiedenen Färbungstypen vor: Vollständig dunkle Federn in den Musterflecken und phaeomelaninpigmentierte mit einem dunklen basalen Abschnitt in den hellen Feldern.

An der Kehle und in den Übergangszonen zwischen den dorsalen, gemusterten Regionen und der pigmentlosen Ventralseite gibt es nur dunkle Dunen, die aber wesentlich heller sind als die dunklen Rückendunen und zum Teil unregelmässig gefleckt.

Das Zeichnungsmuster steht in keinem festen Zusammenhang mit der Anordnung der Federfluren und der einzelnen Dunen. Die Grenzen zwischen dunklen Flecken und hellen Feldern können mitten durch einzelne Federanlagen verlaufen und sie so in helle und dunkle Längsteile scheiden.

Die Anzahl der Flecken und ihre Anordnung variieren sehr stark bei den einzelnen Embryonen. Es konnte aber ein Grundmuster gefunden werden, von dem sich die Zeichnungen der einzelnen Dunenjungen ableiten lassen. Ob es sich bei ihm um das Grundmuster der Art oder einer grösseren systematischen Kategorie handelt, wurde noch nicht untersucht.

Die Zeichnung der Dorsalseite entsteht in drei Entwicklungsphasen:

a) Bildung von Federanlagen: Sie beginnt am 9. Bruttag am Schwanz und breitet sich dann gegen cranial und ventral aus.

b) Erster Pigmentschub: Er wird am 12. Tag am Schwanz und Hinterrücken erstmals sichtbar und breitet sich dann auch gegen cranial und ventral aus. Während seiner Dauer wird am Rücken in die dunklen Flecken Eumelanin, in die hellen Phaeomelanin eingelagert.

c) Zweiter Pigmentschub: Er zeigt sich zuerst am 15.—16. Tag im Nacken und schreitet dann gegen cranial, caudal und ventral fort. Er hält an bis zum Abschluss des Federwachstums. In der ventro-lateralen Übergangszone und an der Kehle bringt er keine deutlichen Änderungen.

Die Pigmentzellen sind auf Schnitten durch die Federanlagen erst bei Beginn der Melaninbildung zu erkennen. Sie sehen in hellen und in dunklen Federanlagen ähnlich aus und sind auch in beiden etwa gleich angeordnet und gleich zahlreich. Die Eumelanophoren bilden aber grössere, längere und dunklere Pigmentstäbchen, die zudem auch anders angeordnet sind als die Phaeomelaninkörnchen.

Die hellen und dunklen Musterpartien der Dorsalseite enthalten nur Phaeomelanin, bzw. nur Eumelanin. In der Übergangszone zur pigmentlosen Ventralseite und an der Kehle gibt es nebeneinander Eumelanin- und Phaeomelaninkörnchen und dazu noch Stäbchen, die keinem der beiden Typen mit Sicherheit zugeordnet werden konnten.

Wachstumsgeschwindigkeit und Wachstumsverlauf stehen in keiner Beziehung zum Typ des gebildeten Pigments.

Der Moment, in dem das erste Pigment und der zweite Melaninschub in einer Federanlage sichtbar werden, hängt vom Zusammenwirken dreier Faktoren ab:

Je näher die Dune der dorsalen Medianlinie liegt, Je länger sie ist, Je älter der Embryo ist, desto rascher nach ihrem ersten Auftreten erhält die Dune ihr Melanin.

Das Phaeomelanin ist dorsal am dunkelsten. Gegen ventral wird es fortschreitend heller.

Ein Vergleich der Ergebnisse amerikanischer experimenteller Untersuchungen mit den Resultaten der vorliegenden Arbeit ergibt einige Hypothesen, die zum Teil einer ersten Vorprüfung unterzogen wurden:

1) Es werden prinzipielle Unterschiede zwischen dem Zeichnungsmuster einerseits der Hühner im Konturgefieder und andererseits der dunenjungen Seeschwalben erörtert. Sie zeigen, dass man vielleicht auch mit Verschiedenheiten in der Determination und den musterbildenden Faktoren rechnen muss.

2) Viele Vorgänge und Zustände, die mit der Musterbildung zusammenhängen, sind auf ein dorsales Zentrum ausgerichtet. Zwischen einigen von ihnen existieren wahrscheinlich direkte, causale Beziehungen.

   a) Mit der Herkunft der Melanoblasten von der Neuralleiste hängen vielleicht das dorso-ventrale Gefälle der Phaeomelaninintensität und die Pigmentlosigkeit der Ventralseite zusammen.

   b) Mit der Differenzierungsgeschwindigkeit der Federepidermis nach dem ersten Auftreten der Federanlagen hängt wohl die Ausbreitungsrichtung des ersten Pigmentschubs zusammen.

   c) Für die Schärfe der Zeichnung des Musters und die Ausbreitungsrichtung des zweiten Pigmentschubs konnten keine Zusammenhänge mit den andern erwähnten Vorgängen gefunden werden, die auf das dorsale Zentrum ausgerichtet sind.

Auf das dorsale Zentrum sind nur Epidermis und Melanophoren ausgerichtet, also die eigentlichen struktur- und musterbildenden Komponenten der Haut. Ihre Entwicklung hat von derjenigen anderer Gewebe eine gewisse Unabhängigkeit.

LITERATUR.

1947. Caridroit, F. *Reproduction expérimentale du type de plume de la race Mille-Fleurs chez des poules Leghorn-doré*. C. R. Soc. Biol. Paris 141.

1944. Du Shane, G. P. *The embryology of vertebrate Pigment cells. II. Birds.* Quart. Rev. Biol. 19.

1939. Frank, F. *Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur.* J. Orn. 87.

1939. Gerber, A. *Embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae.* Rev. Suisse Zool. 46.

1948. Henke, K. *Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung II.* Naturwiss.

1950. Hörstadius, S. *The Neural Crest.* Oxford.

1937. Juhn, M. *Growth rates of successive feathers from single follicles in the juvenile Brown Leghorn.* Proc. Soc. exp. Biol. 36.

1942. Lillie, F. R. *On the development of feathers.* Biol. Rev. 17.

1932. —— and Juhn, M. *Physiology of development of feathers. I. Growth rate and pattern in the individual feather.* Physiol. Zool. 5.

1935. Lorenz, K. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* J. Orn. 83.

1944. Nickerson, M. *An experimental analysis of barred pattern formation in feathers.* J. Exp. Zool. 95.

1946. —— *Relation between black and red melanin in feathers. Conditions modifying the expressions of silver in Silver Campine fowl.* Physiol. Zool. 19.

1948. Portmann, A. *Die Tiergestalt.* Basel.

1934. —— und Gerber, A. *Das Jugendgefieder von Podiceps und die Entstehung seiner Zeichnung.* Rev. Suisse Zool. 41.

1948. Rawles, M. *Origin of Melanophores and their Role in development of colour patterns in Vertebrates.* Physiol. Rev. 28.

1951. Tinbergen, N. *The study of instinct.* Oxford.

1944. Twitty, V. C. *Chromatophore migration as a response to mutual influences of the developing pigment cells.* J. Exp. Zool. 95.

1945. —— *The developmental analysis of specific pigment patterns.* J. Exp. Zool. 99.

1944. —— and Bodenstein, D. *The effect of temporal and regional differentials on the development of grafted chromatophores.* J. Exp. Zool. 95.

1942. Wang, H. *Morphogenetic role of the dermal component of the papilla and feather-forming capacity of the general follicular epidermis.* Anat. Rec. 84.

1943. —— *The morphogenetic function of the epidermal and dermal components of the papilla in feather regeneration.* Physiol. Zool. 16.

1942. Watterson, R. L. *The morphogenesis of down feather with special reference to the developmental history of Melanophores.* Physiol. Zool. 15.

1942. Willier, B. H. *Hormonal control of embryonic differentiation in birds.* Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 10.

1950. —— *Specialisations in the response of pigment cells to sex hormones as exemplified in the fowl.* Arch. anat. microsc. et morph. exp. 29.

1944. —— and Rawles, M. E. *Melanophore control of the sexual dimorphism of feather pigmentation pattern in the Barred Plymouth Rock fowl.* Jale. J. Biol. Med. 17.
